





ANA 0656

250.2

Library of the Museum  
OF  
COMPARATIVE ZOÖLOGY,

AT HARVARD COLLEGE, CAMBRIDGE, MASS.

Founded by private subscription, in 1861.

~~~~~  
Deposited by ALEX. AGASSIZ.

No. 13,171.  
March 8. — July 22, 1895.



















# ANATOMISCHE HEFTE.

---

ERSTE ABTEILUNG:

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN

---

V. BAND (XIV., XV., XVI. HEFT).

---





# ANATOMISCHE HEFTE.

---

REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

## ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

**FR. MERKEL,**

UND

**R. BONNET,**

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN.

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GIESSEN.

ERSTE ABTHEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

---

**V. BAND** (XIV., XV., XVI. HEFT).

---

MIT 38 TAFELN UND 8 TEXTABBILDUNGEN. ✓

---

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

*dm*  
1895.

---

Das Recht der Übersetzung bleibt vorbehalten.

---

---

Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

# I n h a l t.

Seite

**XIV. Heft** (ausgegeben im Dezember 1891).

|                                                                                                                  |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| J. H. Vernhout, Über die Placenta des Maulwurfes ( <i>Talpa Europaea</i> L.). Hierzu die Tafeln I—VIII . . . . . | 1  |
| P. Clemens, Die äusseren Kiemen der Wirbeltiere. Hierzu die Tafeln IX—XII und 5 Figuren im Text . . . . .        | 51 |

**XV. Heft** (ausgegeben im März 1895).

|                                                                                                                                                         |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| E. Zuckerkandl, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Vorderarmes. (II. Teil.) Hierzu 26 Abbildungen auf Tafel XIII—XIV . . . . .    | 157 |
| E. Zuckerkandl, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Unterschenkels und des Fusses. Hierzu 42 Abbildungen auf Tafel XV—XX . . . . . | 207 |
| T. Cohn, Über Intercellularlücken und Kittsubstanz. Hierzu 7 Abbildungen auf Tafel XXI—XXII . . . . .                                                   | 293 |

**XVI. Heft** (ausgegeben im April 1895).

|                                                                                                 |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| H. Strahl, Der puerperale Uterus der Hündin. Hierzu die Tafeln XXIII—XXX . . . . .              | 335 |
| A. Noll, Beiträge zur Kenntnis des Raubtier-Uterus nach dem Wurf . . . . .                      | 401 |
| S. Mollier, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. Hierzu die Tafeln XXXI—XXXVIII . . . . . | 433 |





# ANATOMISCHE HEFTE.

---

REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

## ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

**FR. MERKEL**

UND

**R. BONNET**

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN.

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GIESSEN.

ERSTE ABTHEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

---

XIV. HEFT (V. BAND, HEFT I).

---

MIT 12 TAFELN.

---

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

*in*  
1894.

Das Recht der Uebersetzung bleibt vorbehalten.



MAR 8 1895

AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT IN UTRECHT.

---

ÜBER DIE  
PLACENTA DES MAULWURFS  
(TALPA EUROPAEA L.).

VON

J. H. VERNHOUT

IN UTRECHT.

---

*Hierzu die Tafeln I—VIII.*



## Einleitung.

Im Laufe der letzten Jahre haben viele Zoologen und Anatomen sich bemüht, durch sorgfältige Untersuchungen einen genauen Einblick zu gewinnen in die während der Schwangerschaft in der Wand der Gebärmutter auftretenden Erscheinungen. Diese Untersuchungen, bei welchen in den meisten Fällen ausgezeichnet konserviertes Material und die neuesten Hilfsmittel der Technik benutzt wurden, haben gezeigt, dass die alten Vorstellungen über die Placentation mangelhaft und teilweise falsch sind.

Es sind besonders die Ordnungen der Insectivora, der Rodentia und der Carnivora, welche in der letzten Zeit untersucht sind, und zwar von Hubrecht,<sup>1)</sup> Duval,<sup>2)</sup> Strahl,<sup>3)</sup> Fleischmann,<sup>4)</sup> u. a. So hat man eine ganz neue Einsicht bekommen in verschiedene bei den untersuchten Spezies während der Schwangerschaft auftretende Erscheinungen.

Zugleich aber haben Prof. Hubrechts Untersuchungen

---

1) The placentation of *Erinaceus Europaeus* with remarks on the phylogeny of the Placenta, in: Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 30. The placentation of the Shrew (*Sorex vulgaris* L.), in: Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 35; auch in: Verh. der kon. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, 2<sup>de</sup> sectie deel III, Nr. 6.

2) Le placenta des Rongeurs, und: le placenta des Carnassiers, in: Journal de l'Anat. et de la Physiol., 1889—1894.

3) Untersuchungen über den Bau der Placenta I—V, in: Archiv für Anat. und Physiol., Anat. Abteil. 1889 u. 1890, Sitzungsber. Ges. z. Beförd. ges. Naturw. Marburg, 1889, Anat. Hefte von Merkel und Bonnet, 1892.

4) Embryologische Untersuchungen Heft I—III.



über die Insectivora gezeigt, dass unter den, derselben Ordnung angehörnden Gattungen durchaus nicht solche Übereinstimmung in den Details des Placentations-Prozesses herrscht, wie man früher glaubte.<sup>1)</sup>

Die drei bis jetzt untersuchten Spezies: *Erinaceus europaeus*, *Talpa europaea*, und *Sorex vulgaris* sind in der Art des Zustandekommens ihrer Placenta sehr verschieden von einander.

Ich wollte mich eingehender beschäftigen mit den post partum stattfindenden Prozessen bei Insectivora: Resorption der Placenta, Regeneration des Uterusepithels u. s. w., wozu mein verehrter Lehrer, Prof. Hubrecht, mir das Material aus seiner Sammlung bereitwilligst zur Verfügung stellen wollte.

Als ich anfang mit *Talpa*, und zum Vergleich einige Präparate von schwangeren Maulwurf-Uteri untersuchte, bekam ich alsbald den Eindruck, dass sich die Placenta des Maulwurfes noch auf eine andere Weise auffassen lasse, als es seitens Prof. Strahl in seiner damals gerade erschienenen Abhandlung<sup>2)</sup> gesehen war.

Weil es für die Beurteilung der post partum auftretenden Erscheinungen notwendig ist, die Prozesse ante partum richtig zu verstehen, entschloss ich mich zu einer Untersuchung über den Bau der Maulwurfsplacenta. Dabei bin ich zu ganz anderen Resultaten gekommen als Strahl, wie man aus folgendem ersehen wird.

Vorliegende Arbeit ist im zoologischen Institut der Universität Utrecht ausgeführt, unter Leitung des Prof. Hubrecht, der mir auf zuvorkommendste Weise ein reiches Material zur Verfügung stellte.

Alle Maulwurfsweibchen kamen lebendig in meinen Besitz. Nachdem die Tiere in Chloroform getötet waren, wurden die Uteri direkt ausgeschnitten und in Kleinenbergs Pikrinschwefel-

1) Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 30, pag. 388.

2) Placenta von *Talpa europaea*, in Anat. Hefte, 1892.

säure gelegt. Nach 24 Stunden kamen sie in Alkohol 70 %, und nachher in Alkohol 90 %. Sodann wurden die Anschwellungen, in toto oder halbiert, durchgefärbt, wozu ich meistens Pikrokarmine benutzte. Sie blieben 4 Tage in dieser Tinktionsflüssigkeit, kamen dann in Alkohol 70 %, Alkohol 90 %, absoluten Alkohol, Terpentin, ein Gemisch von Terpentin und Paraffin, und endlich in Paraffin, worin sie eingebettet wurden. Mit de Groots Mikrotom wurden Schnitte von 10 à 15  $\mu$  angefertigt, welche mit einem Gemisch von Kollodium und Nelkenöl aufgeklebt und nach Auflösung des Paraffins in Terpentin, in Kanada-Balsam eingeschlossen wurden.

Jeder Uterus ist mit einer Folgenummer versehen und im Katalog des Utrechter zoologischen Museums eingeschrieben.<sup>1)</sup>

In den folgenden Seiten werden zunächst meine eigenen Untersuchungen näher beschrieben und wird zum Schluss ein besonderes Kapitel der Abhandlung des Herrn Prof. Strahl gewidmet.

Das Wenige, was in der Litteratur über die Placenta des Maulwurfs bereits verzeichnet ist, wird ebenfalls nachher mitgeteilt werden.

## **I. Befestigung der Keimblase in der Eikammer.**

Im jüngsten von mir untersuchten Stadium sind die Stellen, wo die Keimblase sich an die Innenwand des Uterushornes anlegen wird, äusserlich erkennbar als äusserst kleine Anschwellungen, die mit weniger umfangreichen Abschnitten des Uterushornes abwechseln. Die Anzahl dieser Anschwellungen ist sehr verschieden, und oft in beiden Hörnern ungleich. Am meisten findet man deren drei oder vier in jedem Horne. Beim Fortschreiten der Schwangerschaft werden diese Anschwellungen immer grösser und sind im Anfang kugel-, später mehr ellipsoidförmig. Sie repräsentieren die Eikammern.

---

1) cf. Quart. Journ. of Mic. Sc. Vol. 30, pag. 394, Anmerkung 2.

Die zwischen den Eikammern liegenden, an den während der Schwangerschaft im Uterus auftretenden Prozessen sich nicht beteiligenden Partien des Uterushornes bewahren ziemlich lang die Gestalt dünner Röhren.

Auf einem Querschnitt einer Anschwellung (Fig. 1) sieht man, dass die Keimblase, welche aus Ektoderm und Entoderm besteht, zwischen welchen sich bald Mesoderm entwickelt, ungefähr den ganzen Raum der Eikammer füllt. Die nach innen gekehrte Falte, welche in dieser Figur die Keimblase an der mesometralen Seite besitzt, muss man sich, wie ich aus anderen Präparaten schliessen darf, nach aussen gestülpt denken.

An einigen Stellen hat sich die Keimblase schon an die Innenwand des Uterus gelegt, wie man in Fig. 1 sieht.

Bevor ich diese Verbindung zwischen dem embryonalen und dem mütterlichen Gewebe eingehender bespreche, möge des histologischen Baues der Uteruswand mit einigen Worten gedacht werden.

Schon ein Blick auf Fig. 1 zeigt den Unterschied zwischen der mesometralen und der antimesometralen Partie der Uteruswand. Im mesometralen Teile, der ungefähr ein Drittel der Wand einnimmt, finden wir eine dicke Muskelschicht und eine viel dünnere Drüsenschicht. Die Muskularis wird in der gegenüberliegenden antimesometralen Region dünner. Dagegen tritt hier unter der Drüsenschicht eine Bindegewebswucherung auf, so dass Drüsenschicht und Uterusepithel nicht wie an der mesometralen Seite, in nächster Nähe liegen (Fig. 1).

Im Bereiche dieser Bindegewebswucherung findet die erste Verbindung zwischen Keimblase und Uteruswand statt (Fig. 1).

Es muss bemerkt werden, dass beim Maulwurf, wie beim Igel und bei der Maus, sich diese Wucherung an der antimesometralen Seite entwickelt, während umgekehrt beim Kaninchen sich mesometral eine Hypertrophie zeigt.

Es liegt noch im Dunkeln, wodurch es veranlasst wird, dass

bei dieser Art gerade mesometral, bei jener gerade antimesometral Hypertrophie entsteht.

Wir sehen in Fig. 1, dass die Drüsenröhren durch die Bindegewebswucherung ihren Verlauf nehmen und in der Uterushöhle ausmünden.

Die Innenwand der Eikammer ist mit einem Cyliinderepithel bekleidet.

Im jüngsten Stadium ist die Innenwand an der mesometralen Seite nicht glatt, sondern in zahlreiche Falten gelegt. Hierdurch entstehen eine Art Krypten, in welchen die Drüsen münden. Bei zunehmendem Wachstum der Keimblase und damit zunehmender Ausdehnung der Eikammer, werden diese Falten geglättet (man vergleiche Fig. 1 mit Figg. 2 und 3). Zugleich sehen wir an diesen Figuren, dass die Dicke der mesometralen und der antimesometralen Seite nicht dieselbe bleibt. Durch Dehnung der Muskularis und Ausgleichung der Falten nimmt die Dicke der mesometralen Seite ab. Die antimesometrale Seite dagegen, wo die Hypertrophie des Bindegewebes fort dauert, wird dicker. So wird der Unterschied zwischen den beiden Hälften der Uteruswand noch deutlicher, wie sich sofort an den Figg. 1, 2 und 3 zeigt.

Die durch das Mesometrium zu der Uteruswand gehenden grossen Blutgefässe verlaufen in und zwischen Muskularis und Drüsenschicht. In der Bindegewebswucherung findet man zahlreiche, äusserst feine Kapillaren, welche bis ganz in der Nähe des Uterusepithels ihren Verlauf nehmen.

Nach diesen Betrachtungen über die, die Eikammerwand zusammensetzenden Gewebe, haben wir der Frage näher zu treten, was geschieht auf den Stellen, wo die Keimblase sich an die Uteruswand legt.

Es treten hier für die richtige Auffassung der Placenta von *Talpa* äusserst wichtige Prozesse auf, deren Erklärung mich lange beschäftigt hat.



Wir fangen die Besprechung an bei einer Stelle, wo die Gewebe der Keimblase und der Uteruswand teilweise schon aneinander liegen, teilweise noch selbständig sind, wie bei schwacher Vergrösserung in Fig. 12, und bei stärkerer Vergrösserung in Fig. 13 zu sehen ist. In beiden Figuren sieht man links das Uterusepithel (*ue*) und den Epiblast der Keimblase (*tr*), beide noch unabhängig von einander mit dem Uteruslumen zwischen sich. Für denjenigen Epiblast der Keimblase, welcher keinen Anteil nimmt an dem Aufbau des Embryos, jedoch von grosser Bedeutung ist für die Ernährung desselben während der Schwangerschaft, werde ich den von Prof. Hubrecht<sup>1)</sup> herrührenden Namen, Trophoblast, benutzen.

Der Trophoblast (Figg. 12 und 13 *tr*) ist vom Pikrokarmin dunkel gefärbt und besitzt grosse, runde Kerne; das Uterusepithel ist ein wenig abgeflacht und besitzt mehr oder weniger ovale Kerne. Besonders in Fig. 13 (links) ist der Unterschied deutlich zu sehen. Wo die beiden Zellschichten sich aneinander legen, hat es den Schein als behielten sie ihre Unabhängigkeit von einander, während nur die Kerne des Uterusepithels in grosse, runde Kerne mit dunkler gefärbtem Chromatin verändert wären.

In jenem Epithel wären gleichzeitig die Zellgrenzen verschwunden, und das Protoplasma äusserst schwach gefärbt (Figg. 12 und 13). Dem Bindegewebe gegenüber sind die beiden Zellschichten deutlich abgegrenzt.

Besonders da, wo man Schnitte von Stadien, die übereinstimmen mit den in Figg. 2 und 3 abgebildeten, vor sich hat, in welchen die Verbindung zwischen Keimblase und Uteruswand sich über eine grössere Oberfläche ausgebreitet hat; und wo man, wie in Fig. 3, fast die ganze Innenwand der Binde-

---

<sup>1)</sup> Anat. Anzeiger, III, pag. 511.

Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 30, pag. 298.

Procesverbaal kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 27 Mei 1893.

gewebswucherung mit zwei aneinander liegenden Zellschichten bekleidet findet, ist es sehr verführerisch, die dem Bindegewebe anliegende Schicht als modifiziertes Epithel aufzufassen. Und dennoch ist diese Auffassung ganz und gar falsch, selbst in dem allerfrühesten Stadium, wovon oben die Rede war.

Eine genaue Untersuchung verschiedener Präparate dieser jüngsten Stadien hat mich überzeugt, dass eine Zerstörung und Resorption des Epithels seitens des Trophoblastes, und eine Wucherung dieses letzten Gewebes stattfindet. Infolge dessen entsteht eine zweite Schicht von Trophoblastgewebe; es ist diese diejenige Zellschicht, welche an der Stelle des Uterusepithels gekommen ist.

In Fig. 14, welche einem sehr jungen Stadium entnommen ist, sehen wir, dass die Reihe derjenigen Zellen, welche das Uterusepithel darstellen, sich oben in der Figur ohne Unterbrechung fortsetzt, auch da, wo der Trophoblast sich dem Uterusepithel angelegt hat. Die Unterbrechung der Reihe bei *x x* muss natürlich, als eine künstliche, nicht in Betrachtung gezogen werden. Dasselbe gilt von dem Raum *y* zwischen Uterusepithel und Bindegewebe, welche hier von einander gerissen sind. Die abgeflachten Kerne des Uterusepithels sind deutlich unterscheidbar von den runden Trophoblastkernen. Nach unten (in Fig. 14 bei *z*) ist die Epithelschicht nicht deutlich mehr zu verfolgen.

In Fig. 13 bildet das Uterusepithel auf der Berührungsstelle keine zusammengeschlossene Lage mehr. Die Grenzen der Zellen sind weder untereinander noch der anliegenden Trophoblastschicht gegenüber, deutlich zu erkennen. Nur an den nebeneinander liegenden, bald äusserst schwach wahrnehmbaren Kernumrissen kann man noch eine kurze Weile das echte Uterusepithel erkennen. Im Trophoblast aber findet man an diesen Stellen verschiedene Kerne, welche Teilungsfiguren zeigen derart, dass eine Kernteilung parallel der Trophoblastebene folgen

muss (Fig. 14). Auf diese Weise wird eine zweite Reihe von Trophoblastzellen centrifugal von der ersten gebildet.

Diese neu gebildeten Trophoblastzellen lagern sich zwischen die Zellen des Uterusepithels, wie wir in Fig. 13 sehen, wo die scharf umgrenzten Kerne des Trophoblastes deutlich zu unterscheiden sind von den hell gefärbten Kernen mit schwachem Umriss, welche zum Uterusepithel gehören.

Hier gehen die mütterlichen Epithelzellen zu Grunde und werden resorbiert vom Trophoblast, während ihre Stelle von den neu gebildeten Trophoblastzellen eingenommen wird.

In den Figg. 14, 13 und 15 sehen wir diesen Prozess in seinen rasch aufeinander folgenden Stadien. In Fig. 15 ist das Uterusepithel auf der Berührungsstelle ganz zu Grunde gegangen. Zwischen den grossen Trophoblastkernen, in dem sie umgebenden, schwach gefärbten Plasma, liegen noch Reste von Epithelkernen und Chromatinhäuflein (*r*). Wo der Trophoblast die Uteruswand noch nicht berührt hat, ist das Uterusepithel noch nicht angegriffen (Fig. 15). Es geht also überall, wo sich die Keimblase an die Uteruswand legt, das Epithel der letzteren zu Grunde.

Im Trophoblast herrscht grosse Aktivität, wie die vielen Kernteilungsfiguren zeigen. Fortwährend entstehen neue Zellen, welche sich zwischen den schon früher gebildeten fügen an der Stelle, welche vorher das Uterusepithel eingenommen hatte. So entsteht eine zweite Reihe von Trophoblastzellen (Fig. 16), die im Anfang noch scharf abgegrenzt ist vom Bindegewebe der Uteruswand. Besonders an diesem Schnitt sieht man wie die unmittelbar gegen das Bindegewebe liegende Zellschicht scheinbar ein etwas modifiziertes Uterusepithel darstellt. Strahl, dem die Übergangsstadien entgangen sind, huldigt dieser unrichtigen Auffassung (siehe Kapitel IV).

Ausgehend von den Stellen, wo die erste Berührung von Trophoblast und Uteruswand stattfand, breitet sich die Keimblase in medialer und lateraler Richtung an die Uteruswand aus (Figg. 1, 2, 3 und 4). Dabei geht überall, wo die Berührung zu stande gekommen, das Uterusepithel zu Grunde. In den Figg. 1—11 ist das Uterusepithel mit rot, der Trophoblast mit schwarz angedeutet.

Weil die Anheftung der Keimblase an der Uteruswand in medialer Richtung, von der ersten Berührungszone ausgehend, in Zusammenhang steht mit der Bildung des Amnions, ist es hier die richtige Stelle um einen Augenblick bei diesem Prozess zu verweilen.

In Fig. 2 sehen wir mit *a* die Amnionfalte angedeutet. Das Aussenblatt dieser Falte wird gebildet vom Trophoblast und einer dünnen Schicht somatischen Mesoblastes, das Innenblatt von einer dünnen Schicht Epiblastes und Mesoblastes. Der Punkt, wo die beiden Blätter der Falte ineinander umbiegen, liegt ein wenig mehr medialwärts als die mediale Grenze des oben beschriebenen Resorptionsprozesses (Fig. 2). Also folgt nach der doppelten Trophoblastschicht noch eine kurze Reihe von nicht dem Uterusepithel anliegenden Trophoblastzellen. Diese hört auf an der Stelle, wo das Aussenblatt des Amnions in das Innenblatt umbiegt. Die Grössenzunahme der Amnionfalte, wobei deren Spitze mehr und mehr medialwärts zu liegen kommt, wird begleitet von weiterer Ausbreitung des Trophoblastes an das Uterusepithel und Resorption des letzteren vom ersteren. Dabei ist zu beachten, dass das Aussenblatt der Amnionfalte immer von Trophoblast + somatischem Mesoblast, das Innenblatt von Epiblast + somatischem Mesoblast gebildet wird. Endlich kommt es zur Schliessung des Amnions, wobei der Trophoblast von beiden Seiten zusammenwächst. Im Stadium der Fig. 3 hat der Trophoblast die grösste Partie des Epithels der antimesometralen Eikammerwand zu Grunde gerichtet. Nur wo die Schliessung der



Amnionfalte zu stande gekommen ist, findet man kleine Bezirke von noch nicht angegriffenem Epithel. Im folgenden Stadium (Fig. 4) ist auch dieses zu Grunde gegangen.

Während also der Trophoblast fortfährt in medialer Richtung zu wachsen, sich über dem Embryo schliesst, und das Uterusepithel zerstört, legt es sich in lateraler Richtung an die Uteruswand und richtet auch da das Epithel zu Grunde. Auf dem Stadium der Fig. 3 ist dieser Prozess bis an den Rand der antimesometralen Partie der Uteruswand fortgeschritten. Infolge der Bindegewebswucherung in dieser Partie springt die Innenwand des Uterus an der antimesometralen Seite vor, und ist durch eine Furche von der mesometralen Partie geschieden (Fig. 4). Weil nur die antimesometrale Partie der Eikammerwand den Boden bildet, wo die Placenta sich ausbilden wird, so kann sie die Placentarregion genannt werden.

Es giebt noch einen Vorgang in dieser Placentarregion, der beachtet werden muss. Wenn wir in Figg. 2, 3 und 4 die Stellen, wo Drüsen münden (rot angedeutet), beobachten, so sehen wir, dass der Trophoblast sich nicht in einer straffen Ebene über die Drüsenmündungen legt, sondern daselbst eine kleine, nach innen gerichtete Ausbiegung zeigt. Wenn man die Eikammer an der mesometralen Seite öffnet und, nach Entfernung des Embryos gegen die antimesometrale Wand blickt, nehmen diese Ausbiegungen sich aus wie kleine kuppelförmige Erhebungen. Strahl nennt sie „Chorionblasen“. In der Höhlung zwischen Drüsenepithel und Trophoblast fand ich oftmals eine vom Färbstoff schwach tingierte Substanz, welche als Drüsensekret aufgefasst werden muss (Fig. 17 *k s.*).

Überall wo sich solche Drüsenmündungen mit ihren von Trophoblastkuppeln gebildeten Kappen, in der Placentarregion vorfinden, zeigt es sich, dass das Epithel der Drüsenröhre sich nicht verändert, und zugleich, dass ein kleiner Bezirk des, die Drüsenmündung umgebenden Uterusepithels nicht vom Tropho-



blast angegriffen wird (Fig. 17). Dieser Epithelbezirk bildet die eine Wand der eben genannten „Chorionblasen“; das Lumen dieser Blasen ist ein Rest des Uteruslumens, welcher an der Drüsenmündung zeitweilig persistiert. Wo die Höhlung der Blase aufhört, und der Trophoblast an die Uteruswand anschliesst, hört auch jener Epithelbezirk auf. Er endet hier plötzlich und an seiner Stelle finden wir die schwach gefärbte Trophoblastschicht, deren Bildung wir oben verfolgt haben.

Schon hier will ich bemerken, dass man diesen Vorgang nicht nur in diesen frühen Stadien, sondern sogar bis in der letzten Schwangerschaftsperiode vorfindet: unter der Trophoblastkuppel bleibt das Epithel unangegriffen.

Die hier beschriebenen Verhältnisse möchten, wenn man sie nicht Schritt vor Schritt verfolgt hat, der Auffassung Stütze zu verleihen scheinen, welche die in Fig. 17 dem Bindegewebe anliegende Trophoblastschicht als modifiziertes Uterusepithel betrachtet. Es hat doch den Schein, als sei die unmittelbar der Mukosa anliegende Zellschicht die Fortsetzung des den Boden der Kuppel bildenden Uterusepithels (*u e*). Bei der Besprechung der Strahlschen Abhandlung in Kapitel IV werde ich näher hierauf eingehen.

Weil es wünschenswert ist, die beiden Trophoblastschichten terminologisch voneinander zu unterscheiden, so schlage ich vor, die dunkelgefärbte Schicht, in welcher die Zellgrenzen noch unterscheidbar sind, Cytotrophoblast, die dem Bindegewebe anliegende, viel schwächer gefärbte Schicht, deren Zellstruktur nicht mehr zu erkennen ist, Plasmoditrophoblast zu nennen (Figg. 16 u. 17). Mit einer kleinen Abänderung sind diese Namen Ed. van Beneden<sup>1)</sup> entnommen. Die Abänderung bezweckt deutlich hervortreten zu lassen, dass der Trophoblast den Mutterboden dieser zwei so wie so nicht immer scharf unterscheidbaren Gewebspartien darstellt.

1) Comptes rendus de la Société de Biologie, 8<sup>e</sup> série, t. V, 1888.

Noch ehe der oben beschriebene Resorptionsprozess des Uterusepithels durch den Trophoblast sich über die ganze antimesometrale Uteruswand ausgebreitet hat, sind an den Stellen, wo die erste Verbindung zwischen Trophoblast und Uterusepithel zu stande kam, schon neue Prozesse in Gang gesetzt. Die anfänglich deutliche Grenze (Fig. 16) zwischen Plasmoditrophoblast und Bindegewebe verschwindet hier, während Kerne der erstgenannten Schicht in das Bindegewebe hineindringen (Fig. 18, *k*). In dem Cytotrophoblast herrscht noch immerfort grosse Aktivität, wie die zahlreichen karyokinetischen Figuren in den Zellkernen dieser Schicht zeigen. Von diesen neugebildeten Zellen bleiben einige im Cytotrophoblast liegen, während andere sich zwischen den Plasmoditrophoblastzellen fügen. In der letztgenannten Schicht habe ich keine Vermehrung infolge indirekter Kernteilung wahrnehmen können; ich fand jedoch häufig viele Kerne in Gruppen vereinigt, welche mich an direkter Kernteilung erinnerten. Dieses würde übereinstimmen mit den von Duval in der „couche plasmodiale“ der Placenta des Kaninchens beschriebenen Verhältnissen.

Das Hineindringen des Plasmoditrophoblastes in das Mukosagewebe geschieht nicht überall gleichmässig, sondern an einigen Stellen in viel bedeutenderem Masse wie an anderen (Figg. 19, 20 und 21). Wie die Betrachtung der Figuren zeigt, häufen sich die Kerne an einigen Stellen zusammen, während sie sich von anderen Stellen zurückziehen, sodass hier die Bindegewebszellen dem Cytotrophoblast anliegen<sup>1)</sup>. Gruppen grosser,

---

1) Selbstverständlich ist diese Ausdrucksweise des Zusammenhäufens und Zurückziehens *cum grano salis* zu verstehen. In den Bildern sehen wir nur, dass an einigen Stellen der Plasmoditrophoblast den Cytotrophoblast nicht bedeckt. Die Möglichkeit, dass an diesen Stellen ein schnelleres Flächenwachstum des Cytotrophoblastes, die Bildung neuer Plasmoditrophoblastelemente voraneilt, ist eben nicht auszuschliessen, wenn wir diesen Prozess in seinen Ursachen nachspüren wollen.

in einem schwach gefärbten Plasma gelegenen Plasmoditrophoblastkerne alternieren also mit kleineren, dunkler gefärbten Bindegewebszellen (Fig. 19). Zwischen diesen Bindegewebszellen verlaufen Kapillargefäße, wie in den Figg. 20 und 21 mit *cap* angedeutet ist. Der hier beschriebene Vorgang ist die allererste Andeutung jener Stellen, wo später die Allantoiszotten von mütterlichem Blut umspült werden sollen. In einem folgenden Kapitel werden wir bei diesem Vorgang verweilen; jetzt wünsche ich nur die Aufmerksamkeit auf das zu richten, was an denjenigen Stellen, wo der Plasmoditrophoblast in das Bindegewebe hineindringt, geschieht.

In Fig. 21 kann man sehen, dass auch der Cytotrophoblast an jenen Stellen Veränderungen zeigt, und zwar in der Gestalt kleiner, centrifugalwärts gerichteter Auswüchse. Während der Plasmoditrophoblast fortwährend tiefer in das Mukosagewebe hineindringt, wird es vom Cytotrophoblast gefolgt. Es bilden sich auf diese Weise kleine knotenförmige von einer Kappe Plasmoditrophoblastes umgebene Vorsprünge des Cytotrophoblastes im Bindegewebe der Uteruswand (Figg. 22 und 37). In der Fig. 3, wo die Trophoblastknoten mit schwarzen Linien angedeutet sind, welche an den Stellen, wo das (mit rot angedeutete) Uterusepithel schon verschwunden ist, in die Uteruswand hineindringen, zeigt es sich, dass dieser Prozess schon anfängt noch ehe der Trophoblast sich über der ganzen Placentarregion ausgebreitet und das Uterusepithel zerstört hat.

Zugleich zeigt es sich in dieser Figur, dass auch an der mesometralen, bis jetzt nicht in Betracht gezogenen Seite der Uteruswand Veränderungen stattgefunden haben. Es wird auch hier das Epithel vom Trophoblast angegriffen und es kommt an Stelle des Epithels eine zweite Trophoblastschicht. Da sich jedoch der Prozess etwas anders ausnimmt als in der Placentarregion, muss derselbe besonders besprochen werden.

In den Figg. 3 und 4 zeigt die rote Linie in der an der vorspringenden Placentarregion grenzenden Partie der Uterus-

wand, dass hier noch eine ringförmige Zone ist, deren Epithel nicht angegriffen ist. Wenn wir diese Zone nach unten, mesometralwärts verfolgen und betrachten, was mit dem Uterusepithel geschieht, so sehen wir, dass sich dieses ziemlich plötzlich ausserordentlich abflacht, noch auf eine kleine Strecke die Mukosa bekleidet, und dann ganz aufhört (Fig. 23). Weder das Protoplasma, noch die Kerne zeigen Degenerationerscheinungen.

In Fig. 25 (einem etwas älteren Stadium entnommen) legt sich der Trophoblast mesometralwärts von der Zone, wo das sehr abgeflachte Uterusepithel aufhört, an das Mukosagewebe der Uteruswand. Hier besteht der Trophoblast ursprünglich aus einer Zellschicht, welche aber schon anfängt, an ihrer Aussen- seite eine zweite Zellschicht zu bilden. Bald sehen wir auch, dass eine zweite, die nackte Uteruswand bekleidende Trophoblastschicht aufgetreten ist. Die neugebildeten Zellen in der mesometralen Region des Trophoblastes haben, verschieden von dem in der Placentarregion Gefundenen, dasselbe Aussehen wie jene des ursprünglichen, aus einer Zellschicht bestehenden Trophoblastes.

Eine zweite Eigentümlichkeit des Trophoblastes der mesometralen Region frappiert uns, wenn wir die beiden Trophoblastschichten mesometralwärts verfolgen. Wir sehen hier nämlich, dass sie nicht überall unmittelbar aneinander schliessen, sondern durch Gewebebrücken mit einander in Verbindung stehen (Fig. 24). Die Zellgrenzen in den beiden Schichten sind nahezu verschwunden, sodass sich uns das Bild zweier plasmodialen Schichten mit in zwei Reihen gestellten Kernen zeigt.

Weil an der mesometralen Seite der Trophoblast sich nicht gleichmässig an die Uteruswand legt, so findet man noch verschiedene Stellen, wo Reste des ursprünglichen Uteruslumens eingeschlossen sind zwischen Trophoblast und Uterusepithel (Fig. 3). In Fig. 24 findet man rechts eine solche Stelle, wo die vom Hypoblast (*hyp*) und Trophoblast (*tr*) gebildete Wand des Dotter-



sackes die Uteruswand noch nicht berührt, und diese letzte noch vom Uterusepithel (*u e*) bekleidet ist. In der linken Seite der Figur aber ist das Epithel verschwunden, und die Uteruswand mit den beiden, oben genannten, plasmodialen Schichten bekleidet.

In einem folgenden Stadium (Fig. 4) sind die kleinen Bezirke von Uterusepithel verschwunden, und ist die ganze mesometrale Wand (mit Ausnahme der gerade unter der Placentarregion gelegenen Zone) von der doppelten Trophoblastschicht bekleidet, welche dasselbe Aussehen hat wie die in Fig. 24 links dargestellte.

Bei diesem Prozesse (die Verdrängung des Uterusepithels durch Trophoblast in der mesometralen Uteruswand) habe ich nur schwache Spuren bemerkt von Vorgängen, welche als direkte Zerstörung des Uterusepithels vom Trophoblast, wie bei der Placentarregion gedeutet werden können (Fig. 15).

Obwohl ich die Möglichkeit, dass auch hier das Uterusepithel vom Trophoblast angegriffen und zerstört wird, nicht leugnen will, so setze ich doch voraus, dass in der mesometralen Wand das Uterusepithel zu Grunde geht, ehe sich der Trophoblast an dieses legt. In Fig. 24 hört das Epithel plötzlich auf, und zeigt also Übereinstimmung mit dem oben beschriebenen Vorgang (Fig. 23 und 25).

Wie dem auch sei, jedenfalls finden wir im Stadium der Figur 4 das Uterusepithel überall, mit Ausnahme der oben genannten Zone (wo es aber später auch zu Grunde geht), durch den Trophoblast vertreten.

An der mesometralen Uteruswand hat jedoch der Trophoblast ein anderes Aussehen wie in der Placentarregion, wie bei Vergleichung der Figg. 24 und 16 deutlich ins Auge fällt.

Obwohl die Grenze zwischen Trophoblast und Mukosa auch in der mesometralen Region der Uteruswand auf einigen Stellen undeutlich wird, habe ich keine Andeutung eines Hineindringens seitens der Trophoblastzellen in das Bindegewebe gefunden.



Während des weiteren Verlaufs der Schwangerschaft sehen wir in der mesometralen Wand keine nennenswerte Veränderungen. Die beiden plasmodialen Schichten werden nur bedeutend dicker, während sie übrigens denselben Charakter behalten. Bei der Besprechung der Strahlschen Abhandlung werden wir noch dabei verweilen.

Am Ende dieses Kapitels wünsche ich nur noch zu sagen, dass die Bindegewebszellen der Placentarregion in der Nähe der hineindringenden Trophoblastknöten anfänglich ihre spulenförmige Gestalt beibehalten, sich aber später mehr abrunden.

## II. Bildung von Blutgefäßen aus dem Trophoblast.

Ein zweiter wichtiger Prozess bei der Bildung der Placenta ist die Entstehung von Gefäßen für mütterliches Blut aus von der Keimblase herrührenden Elementen.

Im vorhergehenden Abschnitt ist schon angedeutet, dass, wenn knotenförmige Auswüchse des Trophoblastes in das Bindegewebe hineindringen, die Stellen, wo die Knoten von einer Kappe des Plasmoditrophoblastes umgeben sind, sich anders verhalten als die dazwischen liegenden Stellen (Fig. 22). Damals ist auch bemerkt, dass es eben jene dazwischen liegenden Stellen sind, welche bei der Gefäßbildung eine Rolle zu spielen berufen sind.

In einem Stadium wie in Figg. 4 und 38 dargestellt ist, finden wir an jenen Stellen, zwischen den hineindringenden Trophoblastknöten, kleine von dunkel gefärbten Zellen eingeschlossene Lumina (Fig. 38 l). Sie scheinen beim ersten Anblick eher zum Bindegewebe als zum Trophoblast zu gehören, obwohl die Kerne ziemlich übereinstimmen mit jenen des Cytotrophoblastes, meistens aber kleiner wie diese sind.

Dasselbe Stadium (Fig. 4) zeigte sich überaus günstig zum Verfolgen des Entstehens dieser Lumina, und zur Erhaltung einer Reihe aufeinander folgender Entwicklungsstadien. So ist

es mir zweifelsohne klar, dass wir es hier mit Lumina zu thun haben, deren Wand von trophoblastischer Herkunft ist. Es sind nicht etwa im mütterlichen Bindegewebe eingeschlossene und von mütterlichem Gewebe begrenzte Lakunen.

Ich betone das letzte ausdrücklich, weil ich selbst anfänglich solcher Meinung war, und einige Bilder, wie z. B. Fig. 33 zu einer solchen Auslegung Anlass geben.

Die Figg. 26–33 und 36 geben einen Überblick von der Entstehung der Lumina. In Fig. 26 liegen im Cytotrophoblast zwei grosse Zellen, umgeben von kleineren. Jene bilden Centra, um welche sich andere Cytotrophoblastzellen gruppieren, derart, dass die letzteren die grossen Zellen fast ganz umgeben, wobei das Plasma der grossen Zellen Veränderungen zeigt, welche auf ihre Auflösung deuten. Denkt man sich, dass die centrale Zelle unter Wirkung der umgebenden Zellen zu Grunde geht, so würde man ein von Cytotrophoblastzellen eingeschlossenes und im Cytotrophoblast gelegenes Lumen erhalten. Wirklich bekommen wir in Fig. 27 ein Bild, das ich keinen Anstand nehme auf diese Weise zu erklären. Sodann erhält dieses Lumen mit seiner von Trophoblastzellen gebildeten Wand eine gewisse Unabhängigkeit vom Cytotrophoblast (Figg. 28 und 36), dessen Zellen sich unter der Wand des Lumens wieder vereinigen. So schnürt sich das letztgenannte gewissermassen vom Cytotrophoblast ab (Figg. 29 und 30), und kommt im Plasmoditrophoblast (Fig. 32) oder im Bindegewebe (Fig. 33) zu liegen. Bei diesem Vorgang ist zu berücksichtigen, dass die Kerne der das Lumen einschliessenden Zellen bedeutend kleiner und zahlreicher werden, was wahrscheinlich den schnell auf einander folgenden Teilungen in diesen Zellen zugeschrieben werden muss. Durch diese Grössenabnahme der Kerne bekommen diese Zellen eine grosse Übereinstimmung mit den Mukosazellen (Fig. 31), welche, wie schon oben bemerkt ist, ihre charakteristische, spulenförmige Gestalt in der Nähe des Trophoblastes verlieren, und

eine mehr abgerundete Gestalt bekommen. Aus der Entstehungsweise der Lumina ist es aber klar, dass jene Zellen nicht der mütterlichen Mukosa, sondern der Keimblase angehören.

Ausser diesen Lumina, welche alsbald mit daneben liegenden in Verbindung treten und welche wir trophoblastische Gefässbahnen nennen werden, finden wir in der unmittelbaren Nähe des Trophoblastes die mütterlichen Kapillaren (Figg. 28, 34 und 35).

Die Voraussetzung, dass die beiden Systeme sich mit einander verbinden, wird zu einer Thatsache, wenn wir, wie in Fig. 30, mütterliche Blutkörperchen in einer trophoblastischen Gefässbahn finden, und wie in Figg. 39 und 40 sehen, dass ein Kapillargefäss sich fortsetzt in die hier gebildeten aus dem Cytotrophoblast entstandenen Bahnen.

Der Unterschied zwischen der endothelialen Bekleidung des Kapillargefässes und den die neugebildeten Gefässe bekleidenden Trophoblastzellen ist in den Figuren deutlich zu sehen.

Also finden wir auch beim Maulwurf die Bildung der „*Lacunes sangui-maternelles*“, wie sie von Hubrecht beim Igel und der Spitzmaus, von Duval beim Kaninchen und der Maus wahrgenommen und mit diesem Namen belegt wurden und welche ausschliesslich von embryonalem Gewebe begrenzt sind.

Während auf der oben erörterten Weise die neuen Blutgefässe sich in loco im Cytotrophoblast bilden, und nachher aus dem Zusammenhang dieser Schicht treten, finden wir auch, dass Zellen gruppenweise den Cytotrophoblast verlassen und erst nachher im Plasmoditrophoblast oder im Mukosagewebe sich um ein Lumen herum anordnen (Figg. 41 und 43 /), um eine derartige Gefässbahn zu bilden.

Ich brauche nicht zu sagen, dass kein prinzipieller Unterschied besteht zwischen diesen beiden Entstehungsweisen der trophoblastischen Gefässbahnen.

Noch muss ich eines Vorganges gedenken, der oft in den

Stadien gleichen Alters erscheint, welche in Figg. 4 und 5 abgebildet sind. Das ist nämlich die Erscheinung eigentümlich gebildeter, einseitig gelegener Vakuolen im Cytotrophoblast (Figg. 33, 42, 43 und 44). Ich muss auch diesen Vakuolen eine Rolle bei der Bildung der trophoblastischen Gefässbahnen zuschreiben. Es ist durchaus nicht unmöglich, dass ein Bild, wie das in Fig. 42 dargestellte, wo wir im über der Cytotrophoblastschicht gelegenen Gewebe, verschiedene Lakunen vorfinden, von welchen einige auf eigentümliche Weise von einem Kern bekleidet sind, derart ausgelegt werden muss, dass einige der oben genannten Vakuolen, mit anliegendem Kern und Protoplasma, aus dem Cytotrophoblast herausgetreten sind. Bilder wie Fig. 44/7 geben einer derartigen Annahme einige Begründung. In jener Figur hätten wir also ein Zwischenstadium zu sehen, in welchem die vakuolisierte Zelle im Begriff ist, aus dem Cytotrophoblast zu treten.

Man kann sich leicht vorstellen, dass durch das Zusammenfliessen der Lakunen der Fig. 42 grössere Räume entstehen, welche eine vollständige Wand von Cytotrophoblastzellen besitzen. Wenn diese auch eine äusserst dünne Wand darstellen, so ist weiterer Zutritt von Trophoblastzellen auf der oben beschriebenen Weise hier am wenigsten ausgeschlossen; und erhalten also auch diese Räume ganz denselben Charakter wie die obengenannten trophoblastischen Gefässbahnen.

Im Vorhergegangenen sind zwei, in der Bildung der Maulwurfsplacenta höchst wichtige Prozesse beschrieben worden:

1. die Resorption des Uterusepithels, überall wo es die placentare Eikammerwand bekleidet, und seine Verdrängung durch das Trophoblast.

2. Das Auftreten von Blutbahnen trophoblastischer Herkunft, welche mit den mütterlichen Kapillargefässen der Mukosa in ununterbrochenem Zusammenhang treten.



### III. Weitere Vorgänge in der Placentarregion.

Die im weiteren Verlauf der Schwangerschaft in der Placentarregion stattfindenden Vorgänge bezwecken die feste Verbindung der embryonalen und mütterlichen Gewebe, und die Möglichkeit eines Austausches nährenden Substanzen zwischen mütterlichem und embryonalem Blut.

Während Auswüchse des Plasmoditrophoblastes, vom Cytotrophoblaste gefolgt, sich bildeten, und in die Mukosa hineindrangen, und die trophoblastischen Gefässe entstanden, sind noch andere Vorgänge in den embryonalen Geweben aufgetreten.

Wir zeigten schon, dass sich das Amnion schliesst, und der Trophoblast sich überall an die Uteruswand legt, mit Ausnahme einer ringförmigen Zone auf der Grenze der Placentarregion und der mesometralen Partie der Wand (Figg. 3 und 4).

Das mittlere Keimblatt ist weiter fortgeschritten und der Sinus terminalis der Area vasculosa hat beinah den Rand der Placentarregion erreicht (Figg. 3 und 4).

Im Anfang liegt die Area vasculosa des Dottersackes einer ziemlich grossen Strecke der Placentarregion, dem Trophoblast der Keimblase an (Fig. 4). Die dünne zwischen den gefässreichen Splanchnopleura und dem Trophoblast liegende Schicht somatischen Mesoblastes (Fig. 41 *s m*) ist bald nicht mehr als gesonderte Schicht zu unterscheiden.

Indessen hat der Plasmoditrophoblast auf den Stellen, wo es in die Mukosa hineinzudringen angefangen, damit fortgefahren (Figg. 33, 38 und 41), und sind in Zusammenhang damit die Cytotrophoblastknoten grösser geworden. Diese letzten welche nicht mehr massiv, sondern hohl sind, nehmen sich aus wie Krypten (Fig. 38); ich werde sie daher Trophoblastkrypten nennen (*cr*).

In Fig. 4 finden wir, dass kleine Auswüchse der Area vasculosa gegen die Öffnungen der Trophoblastkrypten gerichtet



sind, und einige selbst in sie hineindringen (z. B. bei der Ziffer 29). Es bildet sich aber keine Dottersackplacenta. Bald trennt sich die Area vasculosa wieder vom Trophoblast, und zwischen die beiden dringt die Allantois, welche sodann definitiv mit dem Trophoblast im Zusammenhang bleibend dort einen Allantodiplo-trophoblast zu stande bringt (Figg. 5 und 6). Bald ist die ganze Area vasculosa aus dem Gebiete der Placentarregion verdrängt, und wird in der Richtung des Mesometriums im Dottersack hinein zurückgedrängt (Figg. 5 und 6). Die Trophoblastkrypten bekommen einen Kern von Allantoisgewebe mit begleitenden Blutgefässen (Fig. 47 *all*).

Die Allantois breitet sich an die ganze Oberfläche der Placentarregion aus, und legt sich selbst in späteren Stadien noch über einen kleinen unter der vorspringenden Placentarregion liegenden Teil der mesometralen Region der Uteruswand (Figg. 7, 8, 9, 10 und 11). In der früher genannten ringförmigen Zone (Figg. 4, 5 und 6), wo sich das Uterusepithel noch erhalten hatte, hat sich jetzt, wie sonstwo überall, der Trophoblast an die Uteruswand gelegt, und das Epithel zerstört. Wir finden dieses jetzt nur noch in den Kuppeln bei den Drüsenmündungen.

Der Cytotrophoblast ist deutlich wie eine gesonderte aus einer Zellenreihe bestehende Schicht zu unterscheiden, nicht nur wo es die Innenwand des Uterus, sondern auch wo es die äussere Wand der Krypten bekleidet. Um die dunkelgefärbten Zellen der Krypten ist eine sehr schwach gefärbte Kappe von Plasmoditrophoblast deutlich wahrzunehmen, besonders an der Spitze der Krypten. Im hellen Protoplasma liegen die grossen, saftigen Kerne mit ihrem dunklen Nukleolus. Oft liegen die Kerne in Nestern zusammen. Von den Kappen an den Spitzen der Krypten dringen Bahnen von Plasmoditrophoblast mit in Reihen und Nestern zusammenliegenden Kernen tiefer ins Mukosagewebe hinein (Fig. 49 *p*l). So bilden sich überall zwischen den Mukosazellen schwach gefärbte Partien von Plasmoditrophoblast, welche

ausser durch ihre Entstehungsweise auch noch gerade durch ihr abweichendes Verhalten dem Färbstoff gegenüber, von dem sie umgebenden Gewebe deutlich zu unterscheiden sind (Figg. 46 und 49). Die Kerne vermehren sich durch direkte Teilung, von welcher ich verschiedene Stadien gefunden, und einige in Fig. 45 abgebildet habe. An den Stellen, wo der Plasmoditrophoblast zwischen den Elementen der Mukosa hineindringt, findet man Chromatinhäuflein und angegriffene Zellkerne. Dieses deutet auf eine zerstörende Wirkung des Plasmoditrophoblastes auf das umgebende Gewebe. In Fig. 46 findet man zwei Bindegewebszellen, deren linke Hälfte noch nicht angegriffen, deren rechte Hälfte aber schon ganz vom Plasmoditrophoblast (*pl*) zerstört ist.

Es ist klar, dass infolge dieser Prozesse, wodurch sich der Trophoblast in der Mukosa wie festankert, eine besonders feste Verbindung zwischen embryonalem und mütterlichem Gewebe zu stande kommt. Diese wird womöglich noch vermehrt durch stempel- und zweigförmige Sprossen der Krypten (Fig. 47).

In der zwischen den Krypten liegenden Region bildet sich inzwischen ein sich immerfort ausbreitendes Gebiet trophoblastischer Gefässe (vergl. Fig. 38 mit Figg. 49 und 50). Durch den Austritt von Zellen aus dem Cytotrophoblast in die interkryptale Region, wo sich neue, mit den mütterlichen Kapillaren der Mukosa sich verbindende Gefässbahnen aus ihnen entwickeln, wird dieses Gebiet von grosser Bedeutung dafür, dass die Krypten von mütterlichem Blut umspült sind.

Der Cytotrophoblast der Krypten bildet auf derselben Weise wie der die hohle Innenfläche der Placentarregion bekleidende Cytotrophoblast neue Gefässe. Auch hier verlassen kleine Zellgruppen die Kryptenwand (Fig. 53), ordnen sich um ein Lumen und verbinden sich mit den Kapillaren der Mukosa oder mit schon früher gebildeten trophoblastischen Gefässbahnen (Fig. 54). Wir sehen, dass auf diese Weise, in der Region zwischen den

Krypten allmählich trophoblastische Blutlakunen an die Stelle der mütterlichen Kapillaren treten, und die Krypten wie umspinnen.

Es dünkt mir nämlich wahrscheinlich, dass, wenn der Durchbruch zwischen kapillaren und trophoblastischen Gefäßen zustande gekommen ist, das neu gebildete System der Blutgefäße trophoblastischer Herkunft sich auf Kosten der Kapillaren ausbreitet. Das kann so geschehen, dass die Trophoblastzellen in dem Kapillargefäß fortwuchern, das Endothel verdrängen und dasselbe vertreten. Obwohl einige meiner Schnitte eine solche Erklärung zulassen, habe ich keinen überzeugenden Beweis aus meinen Bildern gewonnen.

Auch bleibt die Möglichkeit offen, dass Trophoblastzellen sich an die Aussenwand eines Kapillargefäßes legen und das Endothel zu Grunde richten. Fig. 56 würde eine solche Auslegung zulassen.

Wie dem auch sei, Thatsache ist, dass zwischen den Krypten immer neue trophoblastische Gefäße entstehen (Figg. 50, 51 und 55). Die Wand der Placentalregion ist inzwischen bedeutend dicker geworden, wie sich bei einem Vergleich der Figuren von Tafel I/II und der Figg. 12, 37, 38, 48, 49, 50 und 51 zeigt. Die anfänglich kleinen Auswüchse des Cytotrophoblastes sind zu Trophoblastkrypten geworden, die sich bedeutend verlängert haben. In den Figuren habe ich, der Deutlichkeit wegen die den Kern der Krypten bildenden Allantoiszotten fortgelassen; nur in Fig. 47 sind zwei Krypten mit Allantoiszotten abgebildet.

Die Längenzunahme der Krypten würde vielleicht einem immer centrifugalwärts gerichteten Fortwachsen des Trophoblastes zugeschrieben werden können. Wenn man aber den Abstand zwischen der Spitze der Trophoblastkrypten und der Drüschicht in Fig. 38 ins Auge fasst und diesen mit demselben Abstand in Figg. 48, 49 und 50 vergleicht, dann zeigt es sich, dass jener ziemlich konstant bleibt und also keine Rede mehr sein

kann von einer Längenzunahme der Krypten infolge eines Wachstums in der Richtung der Drüsenschicht.

Wie bei der Spitzmaus muss also auch beim Maulwurf die Längenzunahme der Krypten (Trophoblastknoten bei *Sorex*) einem Prozesse zugeschrieben werden, wobei das, die hohle Innenfläche der Placenta bekleidende, Cytotrophoblast in centripetaler Richtung wuchert. So kann z. B. ein im Stadium der Fig. 48 an der hohlen Innenfläche der Placentarregion liegender Punkt, in einem folgenden Stadium in der Wand einer Trophoblastkrypte zu liegen kommen, und also scheinbar centrifugalwärts an eine andere Stelle rücken.

Durch diese grosse Aktivität des Cytotrophoblastes bildet sich eine immer dicker werdende interkryptale Region. Bei der Besprechung der Ausbreitung des Netzes der trophoblastischen Gefässe (pag. 24) haben wir diese Region schon kennen gelernt (Figg. 49, 50 und 51). Sie besteht aus einem plasmodialen Gewebe, in welchem keine Zellgrenzen zu unterscheiden sind, mit zahlreichen, kleinen Kernen, welche vom Färbstoff weniger dunkel gefärbt sind als die ursprünglichen Cytotrophoblastkerne. Zahlreiche Gefässe entstehen in dieser Region, wie wir oben schon gesehen haben.

Dieses gefässführende interkryptale Gebiet bildet jetzt den Boden, in welchem neue, ebenso mit einem Kern blutführenden Allantoisgewebes versehene Krypten auftreten. Diese neuen Krypten, welche wir zum Unterschied der früher gebildeten, anfänglich wie Trophoblastknoten in die Mukosa hineindringenden, primären Krypten, sekundäre<sup>1)</sup> nennen wollen, werden von Auswüchsen der die hohle Innenwand der Placenta bekleidenden Cytotrophoblastschicht, in Gewebe ausschliesslich trophoblastischer Herkunft gebildet. Sie vermissen die Kappe von Plasmoditropho-

---

1) Vergl. für diese Namen: Hubrecht, *Plac. Spitsmuis* l. c. pag. 34.



blast der primären Krypten. Auch für die sekundären Krypten ist die weitere Längenzunahme in centripetaler Richtung zu suchen.

Haben wir im Vorhergehenden gesehen, dass kein bedeutendes Wachstum der Krypten in centrifugaler Richtung stattfindet, so ist dies wohl der Fall mit dem Plasmoditrophoblast. Nehmen wir wieder dieselben Figuren (38, 48, 49, 50 und 51) zum Vergleich, so sehen wir, dass schon in Fig. 48 einige Kerne des Plasmoditrophoblastes bis ganz in die Nähe der Drüsenschicht gedrungen sind. Dasselbe finden wir in den folgenden Figuren, wo wir wahrnehmen, dass der Plasmoditrophoblast zwischen den Mukosazellen dringt, diese zu Grunde richtet (vergl. Fig. 46) und selbst zwischen den Drüsenröhren gefunden wird (Fig. 51). Dieses plasmodiale Gewebe hat gewiss die Bedeutung von Deciduofrakten<sup>1)</sup>.

In den Mukosazellen fand ich in Stadien, welche in Figg. 7 und 8 angedeutet sind, öfters karyokinetische Figuren. Der dadurch verursachten Zellenvermehrung schreibe ich eine Rolle beim Flächenwachstum der Placenta zu. In späteren Stadien ist fast alles zwischen den Kryptenspitzen und der Drüsenschicht liegende Mukosagewebe zu Grunde gegangen, und der Plasmoditrophoblast ganz an seine Stelle getreten (Figg. 9 u. 57).

Es scheint, wenn man Fig. 57 mit Figg. 50 und 51 vergleicht, als sei die Krypte in centrifugaler Richtung fortgewachsen. Dennoch muss auch hier die Längenzunahme und die scheinbare Ortsveränderung der Kryptenspitzen (wodurch diese in der Drüsenschicht zu liegen kommen) nicht einem aktiven Wachstum in der Richtung der Muskularis, sondern einer starken Ausdehnung der Uteruswand zugeschrieben werden. Die Folge davon ist, dass der Abstand zwischen Krypten und Drüsenschicht

---

<sup>1)</sup> Siehe: Hubrecht, Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXX, pag. 325. Bei Talpa sind diese Deciduofrakten trophoblastischer Herkunft.



bedeutend vermindert, ja selbst die ersteren zwischen der letzteren gedrängt werden können.

Aus den Figg. 50, 51 und 57 (in welchen man sich die weiss gelassenen Räume in den Trophoblastkrypten mit Allantoiszotten aufgefüllt zu denken hat) ist es deutlich, dass beim Maulwurf nicht ein so inniges Durcheinanderflechten des Trophoblast- und des Allantoisgewebes stattfindet, wie z. B. beim Kaninchen, beim Igel und bei der Spitzmaus. Bei *Talpa* findet man ziemlich massive Allantoiszotten, in welchen die Blutgefässe von zelligen Elementen begleitet und umgeben sind. Auf diese Weise wird die Placentarregion von breiten Bahnen Allantoisgewebes durchgraben (vergl. Figg. 9, 10 und 11 mit Fig. 58), welche immer von der aus einer Zellenreihe bestehenden, stark gefärbten Cytotrophoblastschicht begrenzt sind (Figg. 57 und 58).

Das interkryptale Gewebe, dessen Entstehen wir auf pag. 26 verfolgt haben, und zu welchem sich fortwährend neue Elemente fügen, welche das Dickenwachstum der Placenta verursachen (Figg. 9, 10 und 11), wird mehr und mehr zu einem gefässbildenden und -führenden Gewebe reduziert. Durch die Bildung sekundärer und tertiärer Krypten, das Auftreten neuen, kleinkernigen Trophoblastgewebes in centripetaler Richtung, und das Entstehen neuer trophoblastischer Gefässe, welche mit früher gebildeten zusammenfliessen, entsteht schliesslich ein Zustand, wie in Fig. 58 abgebildet, welcher einem Stadium kurz vor dem Partus entnommen ist. Zwischen den Krypten finden wir hier ein Netzwerk von Blutbahnen (?) ausgesponnen, deren Wand einen endothelialen Charakter hat, welche aber nichts anders als die trophoblastischen Gefässe mit stark gedehnter Wand darstellen. Die Genesis dieser Gefässe, welche wir oben Schritt vor Schritt verfolgt haben, gestattet uns den prinzipiellen Unterschied zwischen diesen und den mütterlichen Kapillaren der Figg. 34, 35, 39 und 40 stark hervorzuheben.

Das mütterliche Blut in jenen Pseudokapillaren, und das

embryonales Blut führende Allantoisgewebe, werden jetzt nur durch die Wand der Krypten und das Pseudo-endothelium (beide trophoblastischer Herkunft) getrennt. Ein osmotischer Austausch zwischen den beiden Blutbahnen (der Mutter und des Embryos) ist möglich, wenn Allantoisgefäße an der Wand der Krypten verlaufen, wie es überall in den Zotten stattfindet.

Ein in den letzten Stadien der Schwangerschaft auftretender Vorgang ist das Angreifen der Drüsen durch den Plasmodiotrophoblast. In den Figg. 7 und 8 dargestellten Stadien finden wir, dass die mit rot angedeuteten Drüsenröhren noch durch das gefässführende interkryptale Gewebe verlaufen, und an ihrer an der Innenwand des Uterus liegenden Mündung jene eigentümlichen Kuppeln bilden, wovon oben (pag. 12, Fig. 17) die Rede gewesen ist. Weil wir gesehen haben, dass die Dickenzunahme der Placenta grösstenteils von einem centripetalwärts gerichteten Wachstum hervorgerufen wird, müssen also die kuppelförmigen Ausmündungsstellen centripetal versetzt werden, wofür eine starke Dehnung der Drüsenröhren notwendig ist.

In späteren Stadien (Figg. 9 und 10) finden wir nur die eigentümlichen, kuppelförmigen Ausmündungsstellen der Drüsen. Die Drüsenröhren, welche die Drüsenöffnungen und die unter der Muskularis liegende Drüsenschicht verbinden, werden nicht mehr gefunden. In Zusammenhang mit den unten zu erwähnenden Zerstörungsvorgängen in der Drüsenschicht, müssen wir hier wahrscheinlich an eine Auflösung des Epithels der Drüsenröhren durch Deciduofrakten gleichzeitig mit dem Angreifen des höher gelegenen Drüsenepithels denken. So geht die Drüsenröhre allmählich zu Grunde und bleibt nur die Stelle, wo sie an der Innenwand der Placenta mündete, zu erkennen. Die hier beschriebene Degeneration der radiär gerichteten Drüsengänge wird höchstwahrscheinlich noch beschleunigt durch die Umgestaltungen, welche die kapillare Cirkulation in der Placentarregion erleidet.

In den Drüsen der bis kurz vor dem Partus sich ziemlich gleichbleibenden Drüsenschicht zeigen sich nun Vorgänge, welche auf ein Angreifen und Zerstören des Drüsenepithels unter dem Einfluss des Plasmoditrophoblastes deuten. In Fig. 59 findet man verschiedene auf einander folgende Stadien dieses Prozesses. Bei *a* erscheint an einer Stelle eine kleine Veränderung im Drüsenepithel, welche sich bei *b* schon über einen grossen Umfang ausgebreitet hat, und sich im Zugrundegehen der Kerne und in der Zerstörung der Drüsenwand zeigt. Endlich entsteht infolge der völligen Zerstörung der Drüsenwand, eine Höhlung mitten im Plasmoditrophoblast (*c*). Dieses Angreifen und Zugrunde-richten der Drüsen, wovon wir im durch Fig. 10 repräsentierten Stadium die ersten Spuren finden, hat zur Folge, dass in dem folgenden, einen Uterus sehr kurz vor dem Partus darstellenden Stadium (Fig. 11) nur noch wenige Spuren des Drüsenepithels gefunden werden. Fast die ganze Placenta wird nun gebildet vom gewucherten Trophoblast, in welches die massiven Allantoiszotten hineingedrungen sind. Der grösste Teil der Placenta besteht aus Geweben cytotrophoblastischer Herkunft, nämlich: 1. der Wand der trophoblastischen Krypten, 2. dem Pseudoendothelium der trophoblastischen Gefässe, und 3. kleinkernigem Gewebe an der hohlen Innenwand der Placenta, welches hier an dem Allantoisgewebe schliesst. Unter der Muskularis findet man noch Plasmoditrophoblastkerne in ihrem wenig gefärbten Plasma. Der Plasmoditrophoblast ist aber in diesem Stadium bedeutend reduziert, im Vergleich mit früheren Stadien.

Untersucht man die Gebärmutter post partum, so findet man die Allantoiszotten überall aus den Krypten gezogen und diese selbst stark zusammengedrückt. Dadurch, dass die Allantoiszotten ziemlich massiv bleiben, und nicht jene äusserst komplizierte Verzweigung durchmachen, wie bei anderen Tieren, wodurch schliesslich jede einzelne Allantoiskapillare von Trophoblastgewebe umgeben ist, ist es möglich, dass die Zotten

aus ihren Krypten gezogen werden. Beobachtungen eines Maulwurfsweibchens in Gefangenschaft während des Partus haben dies vollkommen bestätigt.

Die Placenta wird nicht ausgestossen und bleibt nach der Geburt des Fötus an der Uteruswand befestigt. Sie wird in den weiteren, Rückbildungsstadien (*post partum*) *in loco* resorbiert. Diese Vorgänge werde ich aber jetzt nicht berücksichtigen, weil ich später etwas darüber zu veröffentlichen hoffe.

Rekapitulieren wir kurz das Vorhergegangene, so konstatieren wir beim Zustandekommen der Placenta von *Talpa* die folgenden Vorgänge:

#### A. In den Geweben der Gebärmutter:

Infolge einer subepithelialen Bindegewebswucherung in der antimesometralen Region der Uteruswand, entstehen lokale Erweiterungen in den Uterushörnern, die sogenannten Eikammern. Unter direkter oder indirekter Wirkung des Trophoblastes der Keimblase geht das Uterusepithel in den Eikammern zu Grunde. In der antimesometralen Partie der Eikammerwand, wo die Placenta sich bildet, wird das mütterliche Gewebe, infolge der Trophoblastwucherung, allmählich verdrängt und zu Grunde gerichtet. Schliesslich bleibt dieses letztere nur vergegenwärtigt durch die Muskularis mit einigen unter derselben liegenden Resten der Drüsenschicht und durch die Blutkörperchen in den trophoblastischen Gefässbahnen.

#### B. In den Geweben des Embryos:

Der Trophoblast breitet sich allmählich an der Innenwand der Eikammer aus, und richtet das Uterusepithel zu Grunde. Zugleich verdoppelt sich die Trophoblastschicht und nimmt die Aussenschicht den Charakter eines Pseudoepithels des Uterus an. Während in der mesometralen Region der Wand, beide Trophoblastschichten denselben Charakter haben, kann man in der Placentalregion die Innenschicht (Cytotrophoblast) und



die Aussenschicht (Plasmoditrophoblast) unterscheiden. Erstere bildet primäre Krypten, welche anfänglich in die Mukosa eindringen. Später aber findet ihre Längenzunahme in centripetaler Richtung statt infolge einer Wucherung des Cytotrophoblastes in derselben Richtung. So entsteht zwischen den Krypten eine plasmodiale Schicht cytotrophoblastischer Herkunft.

In dieser interkryptalen Schicht entstehen Gefässe, deren Wand vom Cytotrophoblast gebildet wird. Diese treten mit mütterlichen Kapillaren in Verbindung und werden so mit mütterlichem Blut gefüllt.

Zugleich entstehen neue, sekundäre Krypten in der beständig in Dicke zunehmenden interkryptalen Region. Die Krypten füllen sich mit blutführenden Allantoiszotten.

Der die Spitzen der primären Krypten wie eine Kappe umhüllende Plasmoditrophoblast, dringt tiefer in die Mukosa hinein und richtet sie zu Grunde. Auch die Drüsen werden vom Plasmoditrophoblast angegriffen.

Schliesslich wird die ganze Placentarregion ausschliesslich von Elementen des Cytotrophoblastes und der Allantois eingenommen. Das Cytotrophoblast finden wir dann dargestellt in der Wand der Krypten und in jener der zwischen den Krypten liegenden trophoblastischen Gefässbahnen und Lakunen.

#### **IV. Übersicht der Litteratur über die Placentation von Talpa. Kritik der Abhandlung von Strahl.**

Es ist in der Litteratur nur wenig über die Placentation von Talpa zu finden. Die meisten Autoren, welche darüber berichten, beschreiben nur die äussere Gestalt, oder einige wenige anatomische Besonderheiten, ohne sich weiter mit den histogenetischen und histolytischen Prozessen zu beschäftigen.

Owen<sup>1)</sup> vergleicht die Maulwurfsplacenta mit der Kuh-

---

<sup>1)</sup> Comparative Anatomy. Vol. III, pag. 730.



cotyledo. Die Uteruswand, an welcher die Placenta befestigt ist: „Shows a fine areolar structure, penetrated by the foetal placental filaments, which are often brought away, as in the rat, distinct from the maternal structure, like the foetal cotyledon in the cow.“

Ebenso setzt Ercolani<sup>1)</sup> voraus, dass beim Maulwurf: „Non esiste alcun intimo rapporto fra la porzione fetale e la materna della placenta che snucleano assai facilmente fra di loro . . . . lo snucleamento delle dette parti avvenga in questo animale con una facilità assai più grande di quella, che deve avvenire nei cotiledoni di alcuni cervi.“

Heape<sup>2)</sup> handelt nur über die Entwicklung des Maulwurfs; er giebt eine Abbildung einer, an ihrer Oberfläche mit Knötchen besetzten Keimblase, welche er in die Drüsenmündungen hineinwachsen lässt.

Lieberkühn<sup>3)</sup> erwähnt, dass die Knoten nicht in die Drüsen hineinwachsen. Auch berichtet er über die Kuppeln an den Drüsenmündungen (siehe oben, Seite 12 und Fig. 17), ohne zu entscheiden, was eigentlich ihre Bedeutung ist.

Fleischmann<sup>4)</sup> bespricht das gegenseitige Verhältniss der Eihäute bei Talpa, und bemerkt, dass die Allantois auf der Placentalregion beschränkt bleibt.

Hubrecht<sup>5)</sup> erwähnt, dass beim Maulwurf: „The larger portion of the placenta remains attached to the maternal tissues, and that instead of being shed, as in the hedgehog, it is gradually submitted to a process of resorption.“ Zugleich kon-

1) Nuove ricerche sulla Placenta nei pesci cartilag. e nei mammiferi, in: Memorie Accad. Scienze Ist. Bologna, Vol. X, 1879, pag. 912.

2) The development of the mole, in: Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXIII, 1883.

3) Über die Einwachsung der Chorionzotten des Kaninchens, in: Arb. Sitzungsber., 1884, Nr. 4.

4) Embryologische Untersuchungen, Heft 2.

5) Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXX, pag. 346.

statiiert er den bedeutenden Unterschied, welcher post partum zwischen Igel und Maulwurf besteht.

Endlich sind einige kleinere Mitteilungen von Strahl<sup>1)</sup> über die Placenta von Talpa und die dabei auftretenden histologischen Prozesse zu erwähnen. In einer späteren, ausführlicheren Abhandlung<sup>2)</sup> erörtert er eingehender, wie die Placenta zustande kommt, und giebt dazu erläuternde Bilder.

Diese Abhandlung ist es, wovon ich früher (in der Einleitung) gesprochen habe. Um die Beschreibung meiner eigenen Untersuchung nicht zu unterbrechen, habe ich dieselbe einem Vergleich der Resultate von Prof. Strahl mit den meinigen vorangehen lassen.

Im jüngsten, von Strahl untersuchten Stadium, war noch keine Verbindung zwischen Keimblase und Uteruswand. Dasselbe ist also jünger als das in Fig. 1 von mir abgebildete Stadium. Übrigens stimmt sowohl die von Strahl gegebene Beschreibung, sowie seine Zeichnung dieses Stadiums, in welchem „die Keimblase frei im Uterus liegt“, überein mit dem, was ich im jüngsten Stadium gefunden habe. Wenn man Strahls Fig. 4 mit meiner Fig. 1 vergleicht, findet man die Stellen, wo die erste Verbindung zwischen Keimblase und Uteruswand stattfinden wird.

Nun folgt bei Strahl auf diesem Stadium gleich die Beschreibung eines älteren, wo das Amnion schon geschlossen ist, und es „gleichzeitig zur festeren Vereinigung des amniogenen Chorions mit der Uteruswand“ kommt, so „dass beide Fläche an Fläche, mit einander verkleben.“ Kleine „Ektoblastzotten“

---

1) Untersuchungen über den Bau der Placenta I. Die Anlagerung des Eies an die Uteruswand, in: Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abteil., 1889. Über den Bau der Placenta von Talpa europaea und über Placentardrüsen, in: Anat. Anz. 1890, pag. 362.

2) Untersuchungen über den Bau der Placenta V. Placenta von Talpa Europaea, in Anat. Hefte von Merkel und Bonnet, 1892.

fangen schon an sich zu bilden. Am Rande der Placentarregion ist die Verbindung zwischen „Chorion“ und Uteruswand noch sehr locker. Mesometral zeigt sich schon eine Verbindung zwischen „Omphalochorion“ und Uterusepithel.

Aus dieser kurzen Beschreibung und Fig. 5 von Strahl ergibt sich, dass wir hier ein Stadium vor uns haben, das ungefähr übereinstimmt mit dem von mir in Fig. 3 abgebildeten.

Wie wir früher sahen, ist in diesem Stadium das Uterusepithel über einem grossen Teil der Placentarregion schon zerstört, und der Plasmoditrophoblast an seine Stelle getreten. Ebenso findet Strahl die Mukosa von einer doppelten Zellschicht bekleidet, wie er in seiner Fig. 10 abbildet. Er deutet dies aber so, dass „der Ektoblast des amniogenen Chorions“ (unser Trophoblast) „und das Epithel des Uterus Fläche an Fläche (sich) aneinander fügen.“ Dieses ist zu begreifen, wo er gerade die höchst wichtigen, der Schliessung des Amnions unmittelbar vorhergehenden Stadien in seiner Reihe vermisst, und er also nichts vom allmählichen Zugrundegehen des Epithels und von dessen Verdrängung durch den Plasmoditrophoblast wahrgenommen hat. Wenn man Strahls Fig. 10 mit meiner Fig. 12 vergleicht und auch meine Figg. 16 und 17 noch einmal nachschlägt, wird man begreifen, wie leicht eine Auffassung, wie diejenige Strahls, erklärlich ist; und wie er zu der folgenden Meinung kommt: „Die Verfolgung dieser beiden Zellanlagen lässt es ausser Zweifel, dass es sich in denselben um das Uterusepithel und den Ektoblast des amniogenen Chorions handelt.“

Hier ist also eine prinzipielle Meinungsverschiedenheit zwischen Strahl und mir. Weil Strahl keine Spur des Zugrundegehens des Uterusepithels gefunden hat, setzt er voraus, dass er bestehen bleibt, und deutet er die Zellschicht zwischen dem dunkel gefärbten Cytotrophoblast und dem Mukosagewebe als Uterusepithel.

Dieselbe Auffassung führt Strahl dazu, um die deutlich begrenzte Zellschicht, welche die Spitzen der fingerförmigen Auswüchse des „Ektoblastes“ bekleidet, als Uterusepithel zu deuten. Dass diese Zellschicht dieselbe ist wie diejenige, welche ich Plasmoditrophoblast genannt habe, folgt aus dem von Strahl pag. 14 und 15 Gesagten:

„Kleine fingerförmige Fortsätze des Ektoblast senken sich in den Placentarwulst ein, an ihrer freien Fläche überzogen von einer deutlich abgegrenzten Zellschicht. Ich stehe nicht an, dieselbe für das Epithel des Uterus zu halten, wenn dieses auch Veränderungen gegenüber dem vorhergehenden Stadium zeigt und namentlich an der freien Fläche nicht überall mit gleicher Schärfe wie früher sich gegen den Ektoblast absetzt.“

Dieses stimmt ganz überein mit dem von mir Seite 14 Gesagten, nämlich dass der Plasmoditrophoblast an einigen Stellen, d. h. wo sich Trophoblastkrypten bilden werden, sich mehr anhäuft und in das Mukosagewebe hineindringt, während es sich von den dazwischen gelegenen Stellen zurückzieht<sup>1)</sup>. Die Abbildung, welche Strahl in seiner Fig. 11 giebt, stimmt ganz mit meiner Fig. 38 überein, wenn wir die dunkle bei Strahl die Spitze der Auswüchse bekleidende Kappe der Kappe von Plasmoditrophoblast in meiner Abbildung gleich setzen. Weil Strahl keine Mitteilungen macht über das Verhältnis der verschiedenen Elemente dem Färbstoff gegenüber, ja selbst nichts über den von ihm benutzten Färbstoff erwähnt, stehe ich nicht an, die dunkle Schicht in seiner Figur identisch mit der schwach gefärbten in der meinigen zu erklären. Es scheint mir, dass die Argumente Strahls, hier noch von einem Uterusepithel zu sprechen, nicht stichhaltig sind:

„Ich nehme an“, sagt er nämlich, „dass auch an dieser Stelle noch eine Epithellage vorhanden ist, weil ich keinerlei

---

1) Vergl. pag. 14, Anmerkung.



Anhaltspunkte habe, dass sie in so kurzer Zeit zu Grunde gegangen sei, ohne dass man das Absterben der Zellen bemerkt haben sollte und weil mir von anderen Tierformen her das Erhaltenbleiben des Uterusepithels bekannt ist. Endlich und hauptsächlich weil man an einzelnen Stellen des Placentarrandes erkennt, wie die einwachsende Zotte von einer Fortsetzung des hier sehr hohen und sehr deutlichen Uterusepithels nicht nur überzogen ist, sondern mit diesem gewissermassen eine Masse bildet“.

Gegen den ersten Punkt erwähne ich, dass Strahl nicht im Besitz war desjenigen Stadiums, in welchem die Keimblase anfängt sich an die Uteruswand zu legen. Dieses doch würde ihn wie mich überzeugt haben, dass wirklich ein Absterben der Epithelzellen stattfindet.

Was den zweiten Punkt angeht, man soll sich vielleicht auf keinem Gebiet mit grösserer Behutsamkeit auf andere Spezies beziehen, als eben auf dem der Genesis der Placenta. Bei fast allen untersuchten Arten ist eine verschiedene Entwicklungsgeschichte der Placenta konstatiert.

Der dritte Punkt endlich, ist meiner Auffassung günstiger wie derjenigen Strahls. Wahrscheinlich haben wir hier den allerersten Anfang der Bildung eines Trophoblastknotens, wo der Plasmoditrophoblast noch eine zusammenhängende Schicht bildet und also die Kappe über der Knotenspitze eine Fortsetzung der deutlich differenzierten unmittelbar an den Mukosazellen liegenden Schicht ist (siehe meine Fig. 37). Die Thatsache, dass beide Zellschichten, von mir Cytotrophoblast und Plasmoditrophoblast genannt, zusammen eine Masse bilden, spricht eher für einen genetischen Zusammenhang der beiden, wie für eine ganz verschiedene Herkunft.

Fig. 15 a von Strahl erklärt wenig, und würde auch das Gegenteil des von Strahl Behaupteten darstellen können. Man findet nämlich, dass das mit einer dunkleren Schattierung ange-



deutete Uterusepithel da, wo der Knoten anfängt, plötzlich aufhört, während dieser selbst ganz von Elementen, welche vollkommen mit denjenigen des „Chorionektoblastes“ übereinstimmen, gebildet ist.

Auch in der mesometralen Region behauptet Strahl, dass beide Schichten, Uterusepithel und „Omphalochorion“ bestehen bleiben. Es ist sehr begreiflich, dass er die Stadien, in welchen der Unterschied zwischen dem echten Uterusepithel und dem Trophoblast deutlich zu sehen ist, vermissend, die an den Mukosazellen grenzende Schicht als Uterusepithel deutet. Die beiden Trophoblastschichten zeigen hier nicht den histologischen Unterschied, welcher sie in der Placentarregion deutlich von einander sondert. Fig. 16 von Strahl stimmt ganz mit meiner Fig. 24 überein; auch Bilder wie Strahls Fig. 18 habe ich in meinen Schnitten gefunden, sehe mich aber gezwungen, sie auf einer anderen Weise — nämlich wie oben (Seite 16 und 17) auseinander gesetzt ist — zu erklären. Diese Bilder sind übrigens ganz auf Verhältnissen, wie den in meiner Fig. 24 dargestellten, zurückzuführen.

In der Erklärung der über den Drüsenmündungen gelegenen Kuppeln stimmen Strahl und ich überein. Strahl giebt ihnen den Namen „Chorionblasen“. Weil der kleine Bezirk des sich hier noch vorfindenden Uterusepithels sich scheinbar in der Bekleidung des Trophoblastknotens fortsetzt, findet Strahl darin eine Stütze für seine Auffassung (Fig. 17).

Im Bindegewebe der Placentarregion findet Strahl „grosse, plasmareiche, bisweilen mehrkernige Körper, welche in mancher Beziehung Übereinstimmung mit den menschlichen Decidualzellen zeigen“. In diesen „Zellterritorien“ sehe ich Gruppen Plasmoditrophoblast mit ihren Kernnestern, wie dieselben in Querschnitten überall zwischen den Mukosazellen gefunden werden. Auch die trophoblastischen Gefässe erwähnt Strahl; er nennt sie aber: „erweiterte und von vergrösserten Endo-

thelien ausgekleidete mütterliche Kapillargefäße“. Man vergleiche Strahls Fig. 13 mit meiner Fig. 50; wenn die erstere um 180° gedreht ist und man sich die Allantoiszotten aus den Krypten gezogen denkt, wird die Übereinstimmung von beiden Figuren deutlich sein.

Auch Fig. 15 b von Strahl streitet nicht mit meiner Auffassung. In Präparaten ähnlicher, horizontaler Schnitte fand ich ganz dasselbe was in Strahls Figur abgebildet ist. In den auf dieser Weise dargestellten quer durchschnittenen Krypten und Allantoiszotten fand ich in der Richtung von innen nach aussen: Allantoisgewebe mit Kapillaren, den die Kryptenwand bildenden Cytotrophoblast, Plasmoditrophoblast, Mukosagewebe mit trophoblastischen Gefässbahnen. Die in Strahls Figur weiss gelassene Zone zwischen dem sogenannten Uterusepithel und dem Bindegewebe repräsentiert dann den Plasmoditrophoblast.

In späteren Stadien findet Strahl, wie ich, das interkryptale Gewebe ganz von Blutbahnen eingenommen. Er deutet sie aber als mütterliche Kapillaren. Die eigentümlichen „Zellterritorien“ zwischen den Krypten sind verschwunden; in der Drüsenschicht sind sie aber noch da. Diese letztere wird im ältesten Stadium stark reduziert und die Drüsen füllen sich mit Detritus und Blut. Die Trophoblastkrypten (Strahls „Zotten“), für welche Strahl ein aktives Wachsen in centrifugaler Richtung voraussetzt, erreichen mit ihren Spitzen die Muskularis. An diesen Spitzen ist das „Chorionepithel“ am deutlichsten.

Am Rande der Placenta, wo noch kleine primäre Krypten von Plasmoditrophoblast umgeben erscheinen, findet Strahl wieder in dem Vorhandensein dieser doppelten Schicht einen Beweis für das Erhaltenbleiben des Uterusepithels.

Weder im Text, noch in den Figuren, welche ein wenig deutlicher sein könnten, habe ich etwas gefunden, was mit der

von mir gegebenen Erklärung der bei der Genese der Maulwurfs-placenta stattfindenden Prozesse streitet.

Strahl hat augenscheinlich das nämliche wie ich gesehen; durch seine Annahme des Erhaltenbleibens des Uterusepithels kommt er aber zu ganz anderen Schlüssen.

Der Grund seiner, nach meiner Ansicht unrichtigen Auffassung der histogenetischen und histolytischen Prozesse, ist hierin gelegen, dass er einen Fehler, wofür er selbst auf Seite 4 warnt, begangen hat:

„Ich halte aber ein . . . namentlich für jüngere<sup>1)</sup> Stadien möglichst reiches Material auch für unerlässlich, wenn es sich darum handelt, nicht einzelne Fragen zu besprechen, sondern einen Überblick über den Entwicklungsgang einer bestimmten Form zu gewinnen.

Versuche, wie sie neuerdings gemacht sind, allein aus den vorgeschrittenen<sup>2)</sup> Stadien einer Placenta heraus deren Aufbau zu konstruieren, haben zu den bedauerlichsten Irrtümern geführt, mit deren Eliminierung dann die späteren Arbeiten wieder zu kämpfen haben.“

Schliesslich ist noch ein Faktor da, welcher wahrscheinlich die von Strahl erhaltenen Resultate beeinflusst hat, nämlich der Zustand seines Materials. Strahl selbst ist so aufrichtig, dieses anzudeuten, wenn er im Anfang seiner Abhandlung sagt, sein Material sei nicht ganz frisch gewesen. Wenn je gut konserviertes, frisches Material eine erste Bedingung ist, um vertrauenswürdige Resultate zu erzielen, so ist dieses gewiss der Fall bei embryologischen Untersuchungen.

---

<sup>1)</sup> Ich kursiviere.

<sup>2)</sup> Ich kursiviere.

## Erklärung der Tafeln.

### Benutzte Abkürzungen.

|                               |                                        |
|-------------------------------|----------------------------------------|
| <i>a.</i> Amnion.             | <i>l.</i> Trophoblastische Gefässbahn. |
| <i>all.</i> Allantois.        | <i>m.</i> Mukosagewebe.                |
| <i>cap.</i> Kapillargefäss.   | <i>pl.</i> Plasmoditrophoblast.        |
| <i>cr.</i> Trophoblastkrypte. | <i>sm.</i> Somatisches Mesoblast.      |
| <i>cy.</i> Cytotrophoblast.   | <i>sp.</i> Muskularis.                 |
| <i>hyp.</i> Hypoblast.        | <i>tr.</i> Trophoblast.                |
| <i>kl.</i> Drüsenschicht.     | <i>u e.</i> Uterusepithel.             |

### Tafel I/II.

Querschnitte der Eikammer in aufeinanderfolgenden Stadien der Schwangerschaft. Vergr. 14.

Die Figuren sind mit der Camera gezeichnet und nachher in gleichem Massstabe verkleinert.

Das embryonale Gewebe ist schwarz, das mütterliche Gewebe rot angedeutet.

Das dicke, rote Band stellt die Muskularis dar.

Die Drüsen sind nur auf einigen wenigen Stellen angedeutet, um die relative Dicke der Drüsenschicht zu zeigen. In den Figg. 9—11 ist die Zahl der Krypten in Wirklichkeit grösser und ihre Breite geringer als hier deutlichkeithalber angegeben ist.

Die kleinen Ziffern korrespondieren mit den Nummern der Figuren in den folgenden Tafeln. Die punktierte Linie deutet die Stellen an, welche in den so nummerierten Figuren stärker vergrössert sind. Eine Ziffer in Parenthese bedeutet, dass die damit übereinstimmende Figur einem nicht in Tafel I/II abgebildeten, aber doch zu einem gleichalterigen Stadium gehörenden Uterus entnommen ist.

Fig. 1. Die Keimblase hat sich (im Querschnitt) an zwei Stellen an die Uteruswand gelegt. Das Uterusepithel ist dort zu Grunde gegangen. Antimesometral ist die Drüsenschicht der Uteruswand stark entwickelt. Eine subepitheliale Bindegewebswucherung ist aufgetreten. Links eine Drüse mit

Trophoblastkuppel. Im Querschnitt der Eikammer 85 *b*, welcher Fig. 17 entnommen ist, liegt diese Drüse an der rechten Seite. Die Keimblase muss man sich mesometral nach aussen gestülpt denken.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 67 *c*, 2 *r*, 2 *s*.

Fig. 2. Die Keimblase hat sich über eine grössere Oberfläche an die Uteruswand gelegt. Bei *a* ist die Amnionfalte. Die subepitheliale Bindegewebswucherung ist stärker entwickelt.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 94 *c*, 2, 1 *r*, 5 *s*.

Fig. 3. In der Placentarregion ist fast überall das Uterusepithel zu Grunde gegangen. Erstes Erscheinen von Trophoblastkrypten. Das Amnion ist geschlossen. Die die obere Wand des Dottersackes bekleidende Area vasculosa ist schwarz punktiert. Mesometral legt sich der Trophoblast auf einigen Stellen an die Uteruswand.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 150 *b*, 2, 2 *r*, 2 *s*.

Fig. 4. Mit Ausnahme der Region unter der Placenta (die ringförmige Zone) ist das Uterusepithel überall zu Grunde gegangen. Trophoblastkrypten haben sich weiter entwickelt. In einige dringen kleine Auswüchse der Area vasculosa hinein.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 1, 2 *r*, 2 *s*.

Fig. 5. Placentarregion. Die Allantois fängt an sich an dem Diplo-trophoblast auszubreiten, und den Dottersack mit seiner Area vasculosa zu verdrängen. Der Dottersack wird nach innen gestülpt.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 55 *c*, 1 *r*, 13 *s*.

Fig. 6. Placentarregion. Die Area vasculosa ist ganz aus dem Gebiete der Placentarregion verdrängt. Die Allantois hingegen hat sich fast über die ganze Placentarregion ausgebreitet und sendet einen Gewebekern in die Krypten hinein.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 125 *a*, 2 *r*, 1 *s*.

Fig. 7. Placentarregion. Die Allantois bekleidet die ganze Innenwand der Placentarregion. Die Drüsenröhren verlaufen noch ununterbrochen durch die ganze placentare Wand.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 52 *b*, 1, 1 *r*, 10 *s*.

Fig. 8. Placentarregion. Die Krypten werden immer länger infolge centripetaler Trophoblastwucherung, und zahlreicher infolge der Bildung sekundärer Krypten.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 143 *a*, 1, 2 *r*, 2 *s*.

Fig. 9. Ein Teil der Placentarregion. Die letztere wird bedeutend dicker infolge der stets fortschreitenden Trophoblastwucherung. Infolge der Zerstörung des Mukosagewebes und starker Dehnung der Uteruswand dringen die Krypten bis zwischen die Drüsenschicht durch. Die Drüsenröhren, welche die Drüsenschicht mit der Innenfläche der Placenta verbanden, sind zu Grunde gegangen. Die Kuppeln über den Stellen, wo Drüsen ausmündeten, sind noch anwesend.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 167 *c*, 1, 2 *r*, 1 *s*.

Fig. 10. Ein Teil der Placentarregion. Ein noch weiter entwickeltes Stadium.



Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 175 a, 2, 1 r, 3 s.

Fig. 11. Ein Teil der Placentarregion. Stadium kurz vor dem Partus. Fast die ganze placentare Wand wird von Gewebe embryonaler Herkunft gebildet. Die Drüsenschicht ist stark reduziert.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 118 a, 2, 2 r, 2 s.

#### Tafel III/IV.

Fig. 12. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Teil eines Querschnittes der Uteruswand in der Region, wo die subepitheliale Bindegewebswucherung sich gebildet hat. Links sind Uterusepithel und Trophoblast noch unabhängig von einander. Rechts hat sich der Trophoblast an die Uteruswand gelegt, und hat die Zerstörung des Uterusepithels schon angefangen. Zwischen den Zellen dieses letzteren sind Trophoblastzellen gedrungen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 67 c, 1 r, 3 s.

Fig. 13. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Uterusepithel und Trophoblast auf einer Stelle, wo sie Fläche an Fläche aneinander liegen und das erstere zu Grunde geht. Kerne des Trophoblastes liegen zwischen den an ihren schwachen Umrissen erkennbaren Kernen des Uterusepithels. Links und rechts ist das Uterusepithel noch nicht angegriffen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 67 c, 3 r, 2 s.

Fig. 14. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Trophoblast dem Uterusepithel unmittelbar anliegend. In der oberen Hälfte zwischen  $x$  und  $z$  ist das Uterusepithel noch wie eine ununterbrochene Zellschicht anwesend; bei  $z$  wird es schon angegriffen. Im Trophoblast sind Kernteilungsfiguren sichtbar, und ist die erste Andeutung einer zweiten Schicht, des Plasmoditrophoblastes, gegeben. Die Unterbrechung bei  $xx$  und der Raum  $y$  sind künstliche.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 85 c, 2 r, 4 s.

Fig. 15. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Der Trophoblast ist im Begriff das Uterusepithel zu Grunde zu richten. Grosse Trophoblastkerne liegen schon hier und dort an der Stelle des Uterusepithels. Im Plasma, um jene Kerne herum, findet man verschiedene Elemente, welche sich als Reste von Epithelzellen anzeigen (bei  $r$ ). Der Unterschied zwischen dem nicht zerstörten Uterusepithel und der plasmodialen, auf der Berührungsstelle das Uterusepithel vertretenden Schicht ist deutlich zu sehen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 85 c, 1 r, 5 s.

Fig. 16. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Ein Teil der placentaren Wand, wo das Uterusepithel vollkommen zerstört ist, und eine Schicht Plasmoditrophoblast an seine Stelle getreten ist. Aus dem Cytotrophoblast werden noch neue Elemente dem Plasmoditrophoblast zugefügt. Beide Zellschichten sind noch deutlich vom Mukosagewebe abgegrenzt.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 85 b, 1 r, 20 s.

Fig. 17. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Stelle, wo eine Drüse an der Innenfläche der Placentarregion mündet. Der Cytotrophoblast zeigt eine kuppelförmige, nach innen gerichtete Ausstülpung über der Drüsenmündung. Unter dieser Kuppel ist ein kleiner Bezirk des Uterusepithels erhalten, welches sich in dem die Drüsenröhre bekleidenden Epithel fortsetzt. In der Höhlung der Kuppel liegt Drüsensekret (*k s*).

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 85 *b*, 1 *r*, 13 *s*.

Fig. 18. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Eine Stelle der placentaren Wand, wo die allererste Andeutung des Hineindringens von Plasmoditrophoblastkernen in das Mukosagewebe ist. Bei *k* dringt ein wahrscheinlich durch direkte Teilung entstandener Kern, von einer Schicht schwach gefärbten Plasmas umgeben, in die Mukosa hinein.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 94 *c*, 2, 2 *r*, 2 *s*.

Fig. 19. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Dasselbe in einem älteren Stadium. Der Unterschied zwischen den Stellen, wo der Plasmoditrophoblast in die Mukosa hineindringt, und den dazwischen gelegenen Stellen, wo er sich mehr zurückzieht<sup>1)</sup>, tritt auf den Vordergrund.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 94 *b*, 2, 2 *r*, 3 *s*.

Fig. 20. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Dasselbe, wo der genannte Unterschied noch deutlicher ist. Zwischen den beiden Stellen Plasmoditrophoblast liegt Mukosagewebe, in welchem ein Kapillargefäß, gerade über dem Cytotrophoblast, verläuft. In der Mitte der Figur, in der Nähe des Cytotrophoblastes, liegt noch ein von Mukosagewebe umgebener Plasmoditrophoblastkern.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 94 *b*, 2, 2 *r*, 3 *s*.

Fig. 21. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Dasselbe. Der Cytotrophoblast zeigt eine kleine, centrifugalwärts gerichtete Ausstülpung auf den Stellen, wo der Plasmoditrophoblast in das Mukosagewebe hineindringt. Der Unterschied zwischen den embryonalen und den mütterlichen Elementen ist noch deutlich.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 94 *b*, 3, 3 *r*, 1 *s*.

Fig. 22. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Dasselbe. Kleine, von einer Kappe Plasmoditrophoblast umgebene Cytotrophoblastknoten wuchern in die Mukosa hinein. Zwischen diesen Knoten ist der Plasmoditrophoblast verschwunden.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 15 *a*, 2, 2 *r*, 4 *s*.

Fig. 23. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Teil der Uteruswand unter der Placentarregion. Das Uterusepithel wird stark abgeflacht und hört endlich auf.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 150 *b*, 1, 1 *r*, 7 *s*.

Fig. 24. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Teil der mesometralen Uteruswand. Rechts die vom Hypoblast und Trophoblast gebildete Wand des Dottersackes und das Uterusepithel. Nach

1) Siehe Seite 14, Anmerkung.

der linken Seite ist das letztere zu Grunde gegangen, und liegt eine doppelte Trophoblastschicht an dem Mukosagewebe. Der Trophoblast zeigt sich hier wie ein plasmodiales Gewebe mit gleichartigen Kernen und mit Lakunen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 150 *b*, 1, 1 *r*, 6 *s*.

Fig. 25. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Dasselbe wie in Fig. 23. Ausserdem ist hier der Trophoblast angegeben, welcher sich an die nackte Mukosa legt, und an einigen Stellen schon einen Anfang der Bildung einer zweiten Trophoblastschicht zeigt.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 2, 1 *r*, 5 *s*.

Fig. 26. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Ein Teil der Wand der Placentarregion. Einige Cytotrophoblastzellen haben sich in der Weise gruppiert, dass ihre Kerne in einem Kreis eine centrale Zelle umgeben. Damit ist das erste Erscheinen eines trophoblastischen Gefässes angedeutet.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 1, 4 *r*, 15 *s*.

Fig. 27. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Dasselbe wie in der vorigen Figur. Die centrale Zelle ist hier zu Grunde gegangen, sodass in der Mitte des Cytotrophoblastes ein Lumen liegt.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 1, 3 *r*, 8 *s*.

Fig. 28. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Das von Cytotrophoblastzellen eingeschlossene Lumen ist im Begriff, um aus dem Zusammenhang des Cytotrophoblastes losgeschnürt zu werden. In der Nähe verläuft ein mütterliches Kapillargefäss.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 2, 2 *r*, 7 *s*.

Fig. 29. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Das trophoblastische Gefäss liegt ganz unabhängig von der Cytotrophoblastschicht, in der Mitte des Plasmoditrophoblastes. Die Kerne seiner Wandzellen sind bedeutend kleiner wie diejenigen der Zellen in der Cytotrophoblastschicht.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 1, 1 *r*, 2 *s*.

Fig. 30. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Die trophoblastische Gefässbahn ist schon mit dem mütterlichen Blutgefässsystem in Verbindung getreten, wie sich aus der Anwesenheit mütterlicher Blutkörperchen in seinem Lumen zeigt. Der Cytotrophoblast ist auf der Stelle, wo das Gefäss abgeschnürt ist, bedeutend dünner als anderswo. Rechts und links liegt ein Trophoblastknoten.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 2, 1 *r*, 5 *s*.

Fig. 31. Leitz, Ok. I, Obj. 6. Vergr. 300.

Eine aus dem Cytotrophoblast abgeschnürte trophoblastische Gefässbahn liegt mitten im Mukosagewebe (*m*). Rechts ist ein Trophoblastknoten und in der oberen Hälfte der Figur eine Kappe Plasmoditrophoblast tangentiell getroffen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 53 *c*, 2, 1 *r*, 7 *s*.

Fig. 32. Leitz, Ok. I, Obj. 6. Vergr. 300.

Eine trophoblastische Gefässbahn liegt im Plasmoditrophoblast.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 53 *c*, 2, 1 *r*, 5 *s*.

Fig. 33. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Eine tangentiell getroffene Trophoblastkrypte, von einer Kappe Plasmoditrophoblast umgeben. An dem die Innenseite der Placentarregion bekleiden den Cytotrophoblast wird fast kein Plasmoditrophoblast mehr gefunden. Rechts eine trophoblastische Gefäßbahn (*l*); links aus dem Cytotrophoblast getretene gefäßbildende Zellen. Der Unterschied zwischen den gefäßbildenden trophoblastischen Elementen und den Mukosazellen ist weniger ins Auge fallend. Rechts repräsentiert die Gruppe grosskerniger Zellen eine seitlich getroffene Krypte. Im Cytotrophoblast liegen eigentümliche Vakuolen, welche sehr wahrscheinlich von Bedeutung bei der Gefäßbildung sind (siehe Seite 21).

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 53 c, 1, 2 r, 2 s.

Fig. 34. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Ein mütterliches Kapillargefäß in der unmittelbaren Nähe des Cytotrophoblastes. Zwischen dem Kapillargefäß und dem Cytotrophoblast liegen gefäßbildende Zellen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 b, 2, 2 r, 13 s.

Fig. 35. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Ein mütterliches Kapillargefäß zwischen Cyto- und Plasmoditrophoblast verlaufend.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 b, 1, 1 r, 11 s.

Fig. 36. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Teil der placentaren Uteruswand mit Cytotrophoblast, Plasmoditrophoblast und Mukosagewebe. Bei *l* ist ein Lumen (Vakuole?), um welches sich Trophoblastzellen fügen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 b, 1, 1 r, 6 s.

#### Tafel V/Vl.

Fig. 37. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Teil der placentaren Uteruswand mit Muskularis, Drüsenschicht, subepithelialer Bindegewebswucherung und beiden Trophoblastlagen. Der Plasmoditrophoblast fängt an in die Mukosa hinein zu dringen, und wird von einem kleinen Cytotrophoblastknoten gefolgt.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 94 c, 1, 1 r, 10 s.

Fig. 38. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Ein älteres Stadium wie das der Fig. 37. Der Cytotrophoblastknoten hat sich ausgehöhlt und in eine Krypte verändert. Der Plasmoditrophoblast hat sich von den interkryptalen Regionen zurückgezogen. In diesen letzteren erscheinen zuerst die trophoblastischen Gefäße.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 b, 2, 1 r, 7 s.

Fig. 39. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Ein mütterliches Kapillargefäß in Kommunikation mit zwei trophoblastischen Gefäßen. Das Gefäß an der linken Seite liegt noch teilweise im Zusammenhang mit der Cytotrophoblastschicht.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 b, 2, 3 r, 4 s.

Fig. 40. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Dasselbe. Rechts sind einige Zellen aus der Cytotrophoblastschicht getreten und haben Bedeutung für die Gefäßbildung bekommen.



Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 2, 4 *r*, 11 *s*.

Fig. 41. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Zwei Trophoblastkrypten. Besonders an ihren Spitzen ist der Plasmoditrophoblast deutlich. Zwischen den Krypten tritt gefäßbildendes Gewebe auf von cytotrophoblastischer Herkunft. Eine dünne Schicht somatischen Mesoblastes ist noch anwesend. Diese verschwindet bald, und ist dann wahrscheinlich mit dem Cytotrophoblast verschmolzen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 99 *b*, 2, 1 *r*, 16 *s*.

Fig. 42. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

In dem zwischen den Krypten gelegenen Gewebe entstehen Lakunen, welche zusammenfließen, und deren jede vielleicht als Vakuole aufgefasst werden muss. Durch die umgebenden cytotrophoblastischen Elemente kann die Wand noch näher verdickt werden.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 120 *b*, 2, 2 *r*, 8 *s*.

Fig. 43. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Um eine Lakune oder Vakuole herum entsteht eine Wand kleinkerniger, cytotrophoblastischer Elemente. Auch im Cytotrophoblast, welcher die Innenseite der placentaren Uteruswand bekleidet, sind in dieser Figur die eigentümlichen Vakuolen (vergl. Figg. 33, 42 und 44) aufgetreten.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 54 *b*, 1, 2 *r*, 3 *s*.

Fig. 44. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Ein Teil der placentaren Uteruswand, wo ein Cytotrophoblastknoten sich zu bilden anfängt. Die Vakuolen sind sehr zahlreich. Bei *l* ist eine Andeutung beginnender Gefäßbildung.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 53 *c*, 1, 2 *r*, 2 *s*.

Fig. 45. Seibert, Ok. I, Obj. VII. Vergr. 690.

Kerne aus dem Plasmoditrophoblast in verschiedenen Stadien direkter Teilung.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 113 *a*, 1, 2 *r*, 1 *s*.

Fig. 46. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

In der Mitte der Mukosazellen der placentaren Uteruswand liegt ein plasmodiales Gewebe. Dieses ist Plasmoditrophoblast, welches von den die Kryptenspitzen umgebenden Kappen ausgehend, tiefer in die Mukosa hineindringt. Zwei spulenförmige Bindegewebszellen sind in ihrer rechten Hälfte schon grösstenteils vom Plasmoditrophoblast zerstört.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 55 *c*, 1 *r*, 4 *s*.

Fig. 47. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Zwei Trophoblastkrypten mit gefäßführenden Allantoiszotten. Im sie umgebenden Plasmoditrophoblast liegen Kernreihen und -nester. Zwischen den Krypten in der Nähe des Cytotrophoblastes erscheinen gefäßbildende Elemente.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 113 *a*, 1, 1 *r*, 11 *s*.

Fig. 48. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Teil der placentaren Uteruswand in ihrer ganzen Dicke. Stadium dem der Fig. 38 folgend. Die Krypten sind länger geworden infolge der Dickenzunahme der Placentarregion in centripetaler Richtung. Zwischen den Krypten



erscheinen nämlich neue cytrophoblastische Elemente, welche durch centripetale Wucherung eine in Dicke zunehmende Schicht bilden. Ein paar Krypten sind nur teilweise in den Schnitten getroffen. Der Plasmoditrophoblast ist tiefer in die Mukosa hineingedrungen, und ist erkennbar an den weissen Bahnen und saftigen Kernen zwischen den Bindegewebszellen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 55 *c*, 1 *r*, 11 *s*.

Fig. 49. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Späteres Stadium wie das der Fig. 48. Die wuchernde, interkryptale Schicht hat an Dicke zugenommen. Neue trophoblastische Gefässe sind darin entstanden. Der Plasmoditrophoblast findet sich nur noch an der Spitze der Krypten und weiterhin in den tieferen Schichten der Mukosa.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 125 *a*, 2 *r*, 1 *s*.

Fig. 50. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 52 *b*, 1, 1 *r*, 7 *s*.

Fig. 51. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 143 *a*, 1, 2 *r*, 2 *s*.

Zwei Stadien, auf das Stadium der Fig. 49 folgend. Eine bedeutende Dickenzunahme der Placentarregion im Vergleich mit dem Stadium der Fig. 37 ist zu beachten. Die interkryptale Schicht hat daran den grössten Anteil. Zahlreiche trophoblastische Gefässe umspülen die Krypten. Der Plasmoditrophoblast ist in centrifugaler Richtung weiter in die Mukosa und zwischen den Drüsen durchgedrungen, und hat die Drüsenröhren auseinander getrieben. In Fig. 51 ist fast alles Mukosagewebe verdrängt vom Plasmoditrophoblast. Centrifugalwärts von der gefässführenden Trophoblastschicht ist noch unangegriffenes Mukosagewebe.

#### Tafel VII/VIII.

Fig. 52. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Bildung trophoblastischer Gefässbahnen in der interkryptalen Region.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 120 *b*, 2, 1 *r*, 3 *s*.

Fig. 53. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Bildung trophoblastischer Gefässbahnen aus der Kryptenwand. Die Figur stellt die Gegend zwischen zwei Krypten dar. Das grosse Gefäss in der Mitte ist ein mütterliches Kapillar, dessen Wand schon teilweise von Trophoblastzellen gebildet wird. Bei *l* entstehen Gefässe aus dem die Kryptenwand bildenden Cytotrophoblast.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 52 *b*, 2, 2 *r*, 9 *s*.

Fig. 54. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Bildung trophoblastischer Blutbahnen aus der Kryptenwand und Verbindung dieser Gefässe mit einem mütterlichen Kapillare. In der Mitte liegt eine quer getroffene Krypte mit einem nur im Umriss angegebenen Allantoisvillus. Die Zellreihe *cy*, welche die Figur unten begrenzt, gehört einer Kryptenwand. Zwischen den beiden Krypten läuft ein Kapillargefäss, welches sich an verschiedenen Stellen mit trophoblastischen Gefässen verbindet.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 52 *b*, 1, 1 *r*, 2 *s*.

Fig. 55. Leitz, Ok. 1, Obj. 6. Vergr. 300.

Trophoblastkrypten und dazwischenliegende gefässbildende Schicht.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 125 a, 3 r, 2 s.

Fig. 56. Seibert, Ok. I, Obj. V. Vergr. 305.

Mütterliches Kapillargefäss in der Nähe des Cytotrophoblastes. Es ist von trophoblastischen Elementen umgeben; es besteht grosse Wahrscheinlichkeit, dass die letzteren an die Stelle des Endothels treten und so eine trophoblastische Blutbahn bilden.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 120 b, 2, 2 r, 3 s.

Fig. 57. Seibert, Ok. I, Obj. II. Vergr. 70.

Ein Fig. 51 folgendes Stadium. Die gefässführende interkryptale Schicht, durch die Wucherung des Cytotrophoblastes entstanden, hat noch an Dicke zugenommen. Eine dunkel gefärbte Zellreihe bleibt als Wand der Krypten erkennbar. Die Kryptenspitzen sind durch Dehnung der Uteruswand und Auflösung des Mukosagewebes zwischen den Drüsen durchgedrungen.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 167 c, 1, 2 r, 1 s.

Fig. 58. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 175 a, 2, 1 r, 3 s.

Fig. 59. Seibert, Ok. I, Obj. IV. Vergr. 150.

Utr. Mus. Cat. Nr. Talpa 175 a, 2, 2 r, 1—6 s.

Stadium kurz vor dem Partus. Fig. 58 repräsentiert einen Teil der Placenta an der Innenseite der Eikammer; Fig. 59, einen Teil unter der Muskularis. Massive Allantoiszotten füllen die Krypten. Das interkryptale Gewebe ist zum Pseudoendothel der die Krypten umspülenden trophoblastischen Blutbahnen reduziert. Nur an der Innenseite der Placenta ist nicht alles Gewebe zur Gefässbildung benutzt; hier ist es noch ziemlich kompakt. Der Plasmotrophoblast ist im Begriff die Drüsen anzugreifen, von welchem Prozess drei Stadien (a b c) angedeutet sind. So entstehen schliesslich grosse Lakunen (c).



AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUTE ZU FREIBURG I. B.

---

DIE  
ÄUSSEREN KIEMEN DER WIRBELTIERE.

VON

P. CLEMENS.

---

*Hierzu Tafel IX bis XII und 5 Figuren im Text.*





Es giebt gewisse, etwas seitab von den grossen Heerstrassen der Forschung gelegene Organe, die nicht selten während einer längeren oder kürzeren Zeitperiode geringere Berücksichtigung finden oder auch ganz vernachlässigt werden. Zu diesen gehört das Gebiet der sogenannten äusseren Kiemen. Seit Leuckart und Leydig haben die äusseren Kiemen der Fische keine umfassende Bearbeitung erfahren, die der Amphibien sind überhaupt noch nicht vergleichend behandelt worden. Nun hat man in letzter Zeit wichtige Entdeckungen auf diesem Gebiete gemacht, und mir selbst steht das Material für einige nicht unwichtige weitere Beiträge zur Verfügung: da ist es wohl an der Zeit, einmal die verschiedenen unter der Kategorie der „äusseren Kiemen“ zusammengefassten Organe übersichtlich zu betrachten, das Gleichartige zu vereinigen und einzureihen in schon vorhandene Kategorien oder neue dafür zu schaffen, nach einem allgemeinen Bauplane zusammengehöriger Bildungen, nach biologischen Erklärungen für die Abweichungen vom Typus zu suchen und die Mannigfaltigkeit der Formen womöglich auf eine ursprüngliche einfachste Ausgangsform zurückzuführen.

Beim ersten Überblick über das Gebiet begegnen wir drei charakteristisch verschiedenen Arten von äusseren Kiemen, die in den folgenden Kapiteln einzeln dargestellt werden sollen: den fadenförmigen Kiemen der Fischembryonen, den Kiemendeckelkiemen der Ganoiden und den äusseren Kiemen der Amphibien, welchen sich die der Dipnoer anschliessen.

## I. Die fadenförmigen Kiemen der Fischembryonen.

Der erste, der den äusseren Kiemen der Haiembryonen von wissenschaftlichem Standpunkte aus seine Beachtung geschenkt hat, war vielleicht Aristoteles, der zweifellos Embryonen von *Mustelus laevis* im Mutterleibe vorgefunden hat (cf. 129), aber er erwähnt nichts von Kiemenfäden. Zuerst abgebildet hat sie Monro (cf. 111, pag. 5) vor über hundert Jahren, dann Bloch (14), und später haben sich ausser dem gelehrten Abbé Chierghin (111, pag. 6), Rudolphi (161, pag. 362), Macartney, Thompson (190) insonderheit Rathke und Leuckart, Joh. Müller, Leydig, Robin (159) und de Sanktis (169) mit diesen Gebilden beschäftigt. Erst in jüngster Zeit sind gleiche Bildungen auch in einer anderen Fischklasse nachgewiesen worden (Götte, 64).

### A. Selachier.

Mir liegen verschiedene Entwicklungsstadien von *Acanthias* vor und wir wollen an ihnen die Entwicklung der äusseren Kiemen verfolgen. Bei 2 cm langen Embryonen sind überall fünf hintere Halbk Kiemen gut ausgebildet, die vorderen sind noch kaum angedeutet. Diese hinteren Halbk Kiemen bestehen aus je 6—8 querliegenden Kiemenblättchen; von den mittleren der beiden vordersten Kiemenbogen verlängern sich zwei oder drei, jedoch nicht immer nebeneinander liegende, zu circa 1 mm langen fadenförmigen Prominenzen mit einem undurchsichtigen Achsenstrahl und einer durchsichtigeren Hülle. Das Primäre bei der Bildung dieser Fäden ist stets eine seitliche Ausbuchtung der Anlage der Kiemenarterie, die erst ihrerseits die Ausbuchtung des Epithels bewirkt (cf. 44, pag. 35). Bei Embryonen von 3,2 cm Länge hat sich die Zahl der Kiemenanlagen beträchtlich vermehrt, von den mittleren 5—6 jeder hinteren Halbk Kieme gehen Kiemenfäden aus. Diese nehmen von vorn nach hinten an Länge ab, sind 3—8 mm lang, von ungefähr ovalem Quer-

schnitt und am Ende etwas kolbig verdickt. Auch aus dem Spritzloche ragen einige wenige kurze Fäden heraus. Bei etwas älteren Embryonen steigt nach Leydig (113, pag. 100) die Zahl der aus jeder Kiemenspalte hervorragenden Fäden auf 15—20, ihre Länge bis auf 10<sup>'''</sup>. Bei Embryonen von 3 Zoll Länge sind die Fäden der Spritzlöcher verschwunden, die der Kiemenspalten etwas verkürzt und bei Embryonen von 4 Zoll sind sie beträchtlich verkürzt oder ganz verschwunden.

Mikroskopisch zeigen uns die Fäden eine einfache, unverzweigte (Rudolphi, 161, pag. 363, behauptet, Verzweigungen gesehen zu haben), am Ende umbiegende Gefässschlinge, zwischen deren Schenkeln ein Achsenstrahl aus gallertigem Bindegewebe mit zahlreichen verzweigten Zellen sich befindet, und die von einem einschichtigen, platten Epithel bekleidet ist. Das Epithel ist, wie Leydig uns nach Untersuchung frischen Materials bezeugt, stets völlig flimmerlos (114, pag. 381).

Prüfen wir nun die Embryonen der einzelnen Selachiergruppen auf ihre äusseren Kiemen hin!

### 1. *Squalides*. (Figur 1.)

Über die Kiemenfäden eines 3 Zoll 5 Linien langen Embryos von *Scyllium canicula* berichtet uns Rathke (154, pag. 28), dass von den Kiemenblättchen der hinteren Fläche der Kiemenplatten Fädchen ausgingen, die lose, nicht mit der Kiemenplatte verwachsen, gerade noch die äussere Wand der Brusthöhle erreichten. Er vermutet — was auch durch die Grösse des Tieres wahrscheinlich gemacht wird — dass sie schon stark zurückgebildet waren. Auch aus den Schlafenhöhlen hingen keine Kiemenblättchen mehr heraus, und die innere Fläche derselben war allenthalben ganz glatt. Bei *Scyllium catulus* konstatierten Thompson (111, pag. 10) und Müller (129, pag. 250) äussere Kiemen.

Einen kimentragenden *Carcharias* stellt wahrscheinlich



Blochs Abbildung (14, Fig. 31) dar. Von einem 8 Zoll 10''' langen Embryo teilt uns Leuckart (111, pag. 20 f.) folgendes mit: „Die Kiemenöffnungen sind beträchtlich gross und weit, von vorn nach hinten kleiner werdend, so dass die hinterste Spalte, aus welcher die wenigsten Kiemenfäden hervorragen, die kleinste ist. Die Kiemenfäden sind sehr zart und dünn, an ihrer Spitze wenig verdickt. Es ragen im allgemeinen aus jeder Spaltöffnung einige Dutzend Kiemenfäden — bis zu 7''' lang — beträchtlich hervor, welche sich namentlich von den Spitzen der Lamellen des vorderen Kiemenblattes einer jeden Kiemenhöhle verlängern. Allein auch von den Spitzen der Lamellen des hinteren Kiemenblattes einer jeden Kiemenhöhle entspringen solche ganz ähnliche fadenartige Kiemen, welche jedoch kürzer (nur einige Linien lang) und fast noch feiner sind als die des vorderen Blattes, daher auch weniger nach aussen hervorragen als jene. In der Regel verlängern sich wohl die Spitzen aller Lamellen einer Kieme, jedoch bemerkte ich am vorliegenden Exemplare, dass an den Spitzen einiger Kiemenlamellen keine solche fadenartigen Verlängerungen vorhanden waren, ob ursprünglich oder ob hier früher verschwunden als die übrigen, wage ich nicht zu entscheiden, jedoch möchte ich das letztere glauben. Sehr kurz erscheinen die Fäden insbesondere von den Blättchen, die mehr von der Kiemenspalte entfernt an dem oberen wie unteren Rande des Kiemenbogens liegen und völlig von den äusseren Umgebungen verdeckt sind.“

Bei einem 3 Zoll 3 Linien langen Embryo von *Zygaena Tiburo* sah Leuckart (111, pag. 23) von den Lamellen des vorderen und hinteren Kiemenblattes Kiemenfäden bis zu 5 Linien Länge entspringen — im ganzen hingen aus jeder Spalte wenigstens 20 heraus. Im Übrigen glichen sie denen von *Carcharias*.

Von *Galeus* stehen mir Embryonen von 10 bis 12 cm Länge zur Verfügung. Bei einem Exemplar sah ich aus dem Spritz-

loch 6—8 feine Fäden gerade noch hervorragen, bei einem anderen etwas längeren Exemplare kann ich keine deutlichen Fäden mehr entdecken. Die Fäden der Kiemenspalten nehmen von vorn nach hinten an Grösse ab, sind  $1\frac{1}{2}$ —3 mm lang, gehören alle der vorderen Wand an, sind offenbar schon reduziert. Aus jeder Kiemenspalte ragen 8—12 heraus, doch finde ich fast an jedem der circa 30 Kiemenplättchen ein Residuum eines Fadens — einige dürften schon erheblich reduziert, andere mechanisch verloren gegangen sein.

Von einem 1 Zoll  $10\frac{1}{2}$ ''' langen Embryo von *Mustelus laevis* berichtet uns Rathke (154, pag. 17), dass von den mittleren Lamellen sowohl der vorderen wie der hinteren Halbkienmen schmale, dünne, weit über die Brust hervorragende Fäden entspringen — 12 bis 18 aus jeder Höhle. An den diese Kiemenfäden tragenden, benachbarten Lamellen sah er noch kurze, runde, ganz weisse Fäden, die jedoch nicht mehr aus den Spalten hervorragen. Auch aus dem Spritzloche sah er wenige, kürzere, von der vorderen Wand ausgehende einfache Kiemenfäden herausragen.

Bei *Selache* konstatierte Thompson, bei *Alopias* Joh. Müller äussere Kiemen (129, pag. 250).

Bei *Seymnus litchia* konstatierte Joh. Müller bei  $2\frac{1}{2}$ '' langen Embryonen ausser zahlreichen Fäden der Kiemenspalten auch noch Spritzlochfäden, die bei älteren Embryonen von 3'' Länge fehlten (129, pag. 252).

Bei *Spinax* sah Joh. Müller neben den äusseren Kiemen der Kiemenspalten auch solche des Spritzlochs (129, pag. 252), — der Embryo war 2''  $10$ ''' lang.

## 2. *Rajides*. (Figur 2.)

Bei einem Embryo von *Rhinobatis* sah Rathke (154, pag. 55) Kiemenfäden. „Aus jeder der drei vorderen Kiemenspalten hingen drei, jedoch nicht gleich lange und bandartig

platte Kiemenfäden hervor, aus jeder der beiden hinteren Spalten aber nur zwei solcher Fäden. Die der beiden hinteren Spalten waren am längsten, beinahe halb so lang als der Rumpf, die der drei vorderen Spalten im allgemeinen etwas kürzer. Übrigens scheinen die Kiemenfäden nur der vorderen Wand einer jeden Kiemenhöhle anzugehören.“ Das Spritzloch zeigte zwar keine Kiemenfäden, jedoch vermutet Rathke, dass sie früher vorhanden gewesen seien.

Beim Sägefisch (*Pristis antiquorum*) sahen Lichtenstein (111, pag. 6) und Rathke (154, pag. 59) äussere Kiemen.

Von einem Embryo, den er für den einer *Raja* zu halten geneigt ist, beschreibt Leuckart (111, pag. 27) ganz kurze, zarte, bis höchstens 3''' lange Kiemenfäden, deren aus jeder Spalte etwa sechs hervorragten.

Über die anscheinend etwas abweichenden Kiemenfäden eines 3" 1''' langen Embryo von *Raja clavata* berichtet Rathke (154, pag. 57) folgendes: „Kiemenfäden hingen zwar nicht aus den äusseren Öffnungen der einzelnen Höhlen heraus, jedoch bemerkte ich, nachdem ich jene Öffnungen nach innen und aussen weiter aufgeschnitten hatte, dass in jeder Kiemenhöhle diejenigen Kiemenblättchen, welche sich in der inneren, der Mittellinie des Körpers zugekehrten Hälfte dieser Höhle befanden und zwar sowohl an der vorderen als an der hinteren Wand der Höhle, etwas länger als die übrigen Blättchen waren und zwar das innerste an der vorderen und das äusserste an der hinteren Wand am längsten. Wahrscheinlich hatten diese inneren Kiemenblättchen — nicht aber, wie bei den Haien bloss die Blättchen der vorderen Wand der Höhle — in früherer Zeit aus der äusseren Kiemenöffnung herausgehangen, waren allmählich aber immer mehr resorbiert worden.“

Bei einem 6 Zoll langen Embryo der gleichen Art sah Leuckart (111, pag. 29) keine Spur solcher fadenartigen Kiemen mehr.

Bei einem  $\frac{7}{10}$  Zoll langen Embryo von *Torpedo mar-*

morata konstatierte Davy (111, pag. 12) bereits kurze äussere Kiemenfäden, die der älteren Embryonen zeigen die grösste, bisher von Kiemenfäden bekannte Länge. Mir liegen zwei Exemplare von  $4\frac{1}{2}$  cm Länge vor, bei denen aus jeder Kiemenpalte 6—8 Kiemenfäden von einer Länge bis zu 4 cm hervorragen. Die Kiemenfäden entspringen, wie schon Leuckart beobachtete (111, pag. 26) nur von der vorderen Wand der Kiemenspalten. Aus dem Spritzloch ragten keine Kiemenfäden.

### 3. Holocephali. (Figur 3.)

Dass auch Chimaera äussere Kiemen besitzt, ist schon längere Zeit bekannt (207 b, pag. 610), ich finde bei Cope (41) eine Abbildung, die ich auf Taf. IX wiedergebe.

Auch Callorhynchus hat nach Wiedersheim (207 b, pag. 610) äussere Kiemen.

### Allgemeines.

Was die Herkunft dieser sogen. äusseren Kiemen anbelangt, so ist ja von vorn herein zweifellos, dass sie dieselbe ist wie die der inneren Kiemen. Diese letzteren nun werden allgemein für rein entodermale Bildungen gehalten — nicht ganz mit Recht, wie ich sehe. Aus Präparaten, die Herr Professor Keibel mir vorzulegen die Güte hatte, geht zweifellos hervor, dass auch das Ektoderm zum Epithel der periphersten Parteen der Kiemenregion einen Beitrag liefert. Damit ist natürlich die im allgemeinen entodermale Natur der inneren Kiemen und ihrer fadenförmigen Anhänge nicht in Frage gestellt, es findet hier nur eine Teilnahme des Ektoderms an im übrigen entodermalen Bildungen statt, ebenso wie auch das Entoderm z. B. Geschmacksknospen produziert, die doch sonst nur vom Ektoderm gebildet werden. Jedenfalls müssen wir diese Kiemenfäden von den rein ektodermalen Kiemen, die wir später kennen lernen werden, die am dorsalen Ende der Kiemenbogen sitzen und eine ganz andere Struktur zeigen, scharf trennen.



In Bezug auf den Sitz der Kiemenfäden ergeben die mitgeteilten Thatsachen, dass Dohrn's Ansicht (44, pag. 36), es könnten nur die hinteren Reihen Kiemenfäden bilden, falsch ist und Balfour Recht hat, dass beide Reihen solche Fäden bilden können. Beim Spritzloch jedoch scheint allein die vordere Wand Kiemenfäden zu bilden. Freilich sehen wir sie vielfach nur von den hinteren Reihen gebildet und zwar ist diese Bevorzugung der hinteren Reihen leicht erklärlich: sie werden früher angelegt und sie liegen weiter nach aussen als die vorderen. Bei meinem *Galeus* z. B. liegt die hintere Kiemenblattreihe der Öffnung der Kiemenspalte mindestens 3 mm näher als die vordere.

Die Länge der Kiemenfäden nahm bei denen der Kiemenspalten stets von vorn nach hinten ab — nur *Rhinobates* zeigt nach Rathke das umgekehrte Verhalten. Es erklärt sich das leicht aus der früheren Anlage und beträchtlicheren Entwicklung der vorderen Kiemenspalten und ihrer Kiemen.

Eine Unterscheidung der Kiemen der verschiedenen Arten nach ihrer Form, wie sie Leuckart (111) mehrfach versucht, scheint mir schon deswegen nicht möglich, weil wir bis heute keine genügende Anzahl von Embryonen mit zweifellos auf gleicher Entwicklungsstufe stehenden Kiemen zur Verfügung haben.

Nach dem Befunde Leuckarts bei *Carcharias*, Rathkes bei *Rhinobates* und nach meinem bei *Galeus* ist es sehr wahrscheinlich, dass zu einer gewissen Entwicklungsperiode sämtliche angelegten Kiemenblättchen — wenigstens einer Reihe, wenn nur eine beteiligt ist — Kiemenfäden tragen, aber dann sind schon die obersten und untersten Kiemenfäden die kürzesten. Die dann sich noch anlegenden neuen Kiemenblättchen mögen keine Kiemenfäden mehr tragen, während gleichzeitig die alten sich durch Resorption verkleinern.

Wir haben die äusseren Kiemen bei im Ei befindlichen und bei im Mutterleibe lebenden Embryonen, bei denen der „*Vivipara cotylophora*“ und denen der „*Vivipara acotyledona*“

(Joh. Müller) gefunden. Bis heute ist, soweit ich sehe, kein Selachier bekannt, der zweifellos keine äusseren Kiemen besitzt. Nicht so konstant scheinen die äusseren Kiemen des Spritzlochs zu sein. Bisher sind sie z. B. bei keinem Rochen nachgewiesen.

Was haben nun diese Gebilde für eine Funktion? Leuckart (111, pag. 15) erklärte sie für die „Athmungsorgane des embryonischen Lebens“ und in der That wird man ihnen eine gewisse respiratorische Funktion nicht absprechen können, wenn man sie auch recht gering anschlagen wird, seit sich die alten Behauptungen von dem Hineinströmen von Wasser in die Eier oder gar in die Eileiter als Mythen erwiesen haben. Ihre Hauptfunktion jedoch besteht, wie schon Davy, Joh. Müller (130, pag. 68) und Stannius (185, pag. 207) vermutet haben und wie Dohrn (44) unzweifelhaft nachgewiesen hat, in der Absorption von Nahrungsstoffen. Dohrn fand (44, pag. 38) regelmässig in den Wurzeln und Stämmen der hinteren Kiemenvenen, sowie in den Venen der Kiemenfäden — nie in den Arterien! — eine Dotteremulsion, in welcher die Blutkörperchen nicht nur suspendiert waren, sondern von der jedes sich angefüllt zeigte. „Da diese Masse niemals in den Venen der vorderen Kiemenblätter sich vorfand, immer aber in denen der hinteren“ — offenbar trugen hier nur diese Kiemenfäden — „so war damit jede andere Provenienz als aus den verlängerten Kiemenfäden ausgeschlossen.“

Darnach muss man wohl diese Kiemenfäden als allein für embryonale Funktionen eingerichtete Organe ansehen und ihnen wohl jegliche Verwertbarkeit für unsere phylogenetischen Auffassungen absprechen (cf. 61, pag. 808.)

### B. Ganoiden. (Figur 4.)

Bei den Embryonen von *Acipener ruthenus* zeichnet Salensky (168, Taf. X, f. 89 und 91) die Kiemen als unter dem Kiemendeckel hervorragende, ziemlich lange, kolbenförmige Pro-

minenzen. Ob es wirklich embryonal verlängerte Kiemen sind, die später sich wieder verkürzen, kann ich, da der russische Text mir nicht verständlich ist, nicht entscheiden. Parker zeichnet (140, T. XII, Fig. 4—9) ausserdem noch gleichartige, aus dem Spritzloch hervorragende, erklärt aber im Text (pag. 142) ausdrücklich: „they do not form elongated threadlike external gills like those of the Elasmobranchii.“

### C. Teleostier.

Über einen Befund von fadenförmigen Kiemen in dieser Fischklasse berichtet Götte (64): „An ganz jungen *Cobitis* von 8—10 mm Länge fand ich lange, fadenförmige Anhänge mit einer etwas spiralig gedrehten Gefässschlinge. Sehr bald treten an der Basis jener Fäden kurze Seitenzweige auf, dieselben wachsen und vermehren sich, dabei schrumpft das noch weit vorragende Fadenende etwas, sodass zuletzt das definitive Kiemenblättchen vorliegt.“ Man wird diese fadenförmigen, äusseren Kiemen für morphologische und physiologische Analoga des äusseren Kiemen der Selachier halten müssen — irgend etwa einer solchen Annahme Widersprechendes ist bis heute nicht bekannt geworden.

## II. Die Kiemendeckelkiemen der Ganoiden.

Die Kiemen, von denen hier die Rede sein soll, sind nach aussen vorragende, am hinteren Ende des Kiemendeckels seinem Rande aufsitzende Kiemen — es existieren ausserdem noch z. B. bei *Lepidosteus* und *Acipenser* der Innenseite des Kiemendeckels aufsitzende aberrierte innere Kiemen, die nie als äussere Kiemen bezeichnet worden sind — von deren Besprechung ich daher absehe. Die äusseren Kiemendeckelkiemen von *Polypterus* sind von Steindachner 1869 beschrieben worden. (Fig. 5 und 6).

Steindachner verzeichnet unter den charakteristischen

Eigentümlichkeiten von *Polypterus Lapradei* (186, pag. 103) „eine lange, äussere, bandförmige mit Franzen besetzte Kieme am hinteren Ende des Kiemendeckels bei Individuen bis zu  $18\frac{2}{3}$  Zoll Länge“ und beschreibt sie dann des näheren folgendermassen: (l. c. pag. 104) „Bei den drei  $7-8\frac{2}{3}$ “ langen Individuen meiner Sammlung beginnt am hinteren abgerundeten Ende des Kiemendeckels eine lange äussere Kieme, welche nur an der Wurzel nach unten mit der *Membrana branchiostega* verwachsen ist und ihrer Gestalt nach einem langen komprimierten, fleischigen Bande gleicht, welches sich nach hinten zu stark zuspitzt und mit langen Fransen besetzt ist. Die Fransen liegen bei den  $8-8\frac{2}{3}$ “ laugen Individuen dicht an einander gedrängt nur am oberen und unteren Rande des Bandes, bei dem dritten, kleineren aber an der ganzen Innenfläche des Bandes mit Ausnahme eines kleinen mittleren Längsstreifens, der sich nach hinten linienförmig verschmälert und frei bleibt, und sind bei frischen Exemplaren nur schwach komprimiert. Die Fransen nehmen überdies gegen die Basis des Bandes sehr rasch, gegen die hintere Spitze aber nur allmählich an Länge ab und reichen der geneigten Lage des hinteren Kiemendeckelrandes und der Kiemenwurzel entsprechend am unteren Rande des Kiemenbandes beträchtlich weiter nach vorne als am oberen, nähern sich jedoch am unteren Rande bedeutender der Kiemenwurzel als am oberen. Die Länge der äusseren Kieme ist bei den drei Exemplaren, welche mir zur Beschreibung vorliegen, etwas verschieden, übertrifft aber stets die Hälfte der Kopflänge. Bei dem vierten, 20 Zoll langen Individuum derselben Art ist die äussere Kieme spurlos verschwunden.“

Von *Polypterus senegalus* meldet Steindachner: „Bei dieser Art finde ich eine äussere Kieme nur bei ganz jungen Individuen von  $3\frac{1}{2}-4$ “ Länge; bei etwa grösseren von  $4\frac{1}{2}-5$ “ Länge ist sie bis auf ein ganz kleines Tuberkelchen verschwunden. Es dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen, dass sich auch bei



jungen Individuen der übrigen Polypterusarten eine äussere Kieme vorfände.“

In seiner Abhandlung über die Blutgefässe dieser Kieme giebt Hyrtl noch einige Ergänzungen zu Steindachners Beschreibung der Kieme (92, p. 109): „Ihre Gestalt ist dreieckig. An der Basis 3“ breit, verlängert sie sich zu einem 1 $\frac{1}{4}$  Zoll langen, platten, spitzig zulaufenden, der Brustflosse eines Protopterus ähnlichen, weichen, aber dicken, horizontal nach hinten gerichteten Bande, welches an seinem oberen und unteren Rande eine einfache Reihe Fransen trägt. Die Fransen des unteren Randes beginnen schon an der Basis der Kieme und übertreffen an Länge die Fransen des oberen Randes, welche erst in einiger Entfernung von der Basis beginnen. Die Fransen sind sehr zahlreich, dicht aneinander gestellt, etwas kürzer als die grösste Breite des Kiemenbandes und schwarz pigmentiert. Der diese Fransen tragende Körper oder Stiel der Kieme ist weich, ohne knorpeligen Achsenstrahl oder sonstigen härteren Einschluss und durch ein in der Mitte seiner Masse verlaufendes Längsmuskelbündel, welches vom hinteren Rande des Kiemendeckels entspringt, beweglich.“ Über die Gefässe teilt uns Hyrtl mit: „Das fragliche Anhängsel des Kiemendeckels erhält, vom Herzen zugeführt, venöses Blut und giebt arterielles Blut in die Wurzel der Aorta zurück“ und giebt dann eine genaue Beschreibung des Verlaufes dieses Gefässes. (92, pag. 110—112.)

Die Kiemendeckelkiemen von Polypterus waren bisher die einzigen bekannten dieser Art — ich bin in der Lage, mitzuteilen, dass auch Calamoichthys in der Jugend eine Kiemendeckelkieme besitzt (Fig. 7 und 8). Genau an der gleichen Stelle, am hinteren Rande des Kiemendeckels setzt sich, bei einem ca. 15 cm langen Exemplare, jederseits eine Kieme von von 4 mm Länge an. Der dicke, fleischige Körper ist einfach verzweigt, in der Weise, dass vom 1,5 mm breiten, sich allmählich zuspitzenden Hauptstamm unter nach vorn spitzem Winkel



jederseits 6—7 schmale, ebenfalls ziemlich dicke,  $\frac{1}{2}$ —2 mm lange, rasch sich zuspitzende Äste abgehen. Der Stamm ist in der Mitte am dicksten, zeigt eine dachartige Wölbung, von der aus unter spitzem Winkel blattrippenähnlich Abzweigungen nach den Ästen hinziehen, sodass die Oberfläche des Kiemenkörpers ein etwas fächerfaltiges Aussehen erhält. Die Äste sind an der Spitze am kürzesten und werden gegen die Basis zu unregelmässig länger, jedoch sind die letzten wieder etwas kürzer. Die ganze Innenseite und der Rand des Stammes und der Äste ist mit kurzen, dünnen, weissen, höchstens 1 mm langen Härchen dicht bedeckt, über deren sonstige Form (platt, rund?) sich bei Lupenvergrösserung nichts eruieren lässt. Dieselben sind alle nach hinten gerichtet, so dass man an den vorderen Kanten der Äste nur wenig davon sieht. Der Kiemenkörper nebst seinen Verzweigungen zeigt vielfach fleckig braune Pigmentierung, die Fransen jedoch nirgends.

Mikroskopisch zeigt der Kiemenkörper ein 2—3schichtiges Epithel, dessen obere Schicht aus etwas länglich-kubischen Zellen im Gegensatz zu den mehr platten der unteren besteht. Die Kiemenfäden besitzen ein plattes einschichtiges Epithel — Spuren von Cilien finde ich nicht daran. Ihre gänzlich unverzweigte Gefässschlinge umfasst einen sehr dünnen, bindegewebigen Achsenstrahl. Im Kiemenkörper finden wir innen in der Mitte eine grössere Arterie, daneben eine Anzahl kleinerer und eine grosse Zahl mehr aussen gelegener Venen — zwischen den Gefässen spärliches Bindegewebe. Zu jeder Seite der Hauptarterie liegt in der vorderen Hälfte der Kieme je ein dünnes Muskelbündel, das sich nicht teilt, sich nicht in die Verzweigungen des Kiemenkörpers fortsetzt, — dicht an dem einen konstant ein Nerv. Diese Struktur gleicht im allgemeinen völlig der einer äusseren Amphibienkieme.

Über die Herkunft dieser Kiemen äussert sich Hyrtl folgendermassen (92, pag. 113): „Man braucht sich die äussere Kiemendeckelkieme des *Polypterus* nur einmal gefranst und

bogenförmig an die innere Fläche des Kiemendeckels angewachsen zu denken, so ist die Verwandtschaft der äusseren Kieme mit der inneren Kiemendeckelkieme nicht zu verkennen, woraus sich dann auch ergibt, dass die zu- und abführenden Blutgefässe beider vollkommen übereinstimmen.“ Schon Boas (16, pag. 338) fand, dass Hyrtl sich mit dieser Erklärung die Sache doch zu leicht mache, und auch ich kann derselben aus verschiedenen Gründen nicht beipflichten. Hyrtl behauptet selbst nur „die Art“ der Blutversorgung „erinnert entfernt an den Gefässverkehr der inneren Kiemendeckelkieme der Störe“ (92, pag. 110). Aber wäre auch die Gefässversorgung annähernd die gleiche, muss sie es nicht sein für jedes Respirationsorgan am Kiemendeckel, gleichviel welcher Herkunft es ist? Und beweist etwa die gleiche Gefässversorgung der äusseren und inneren Kiemen bei Protopterus und bei den Anuren die Herkunft der einen von den andern? Keineswegs! Und dann, wenn phylogenetisch wirklich jene äusseren Kiemendeckelkiemen von inneren abstammten, würden wir dann nicht noch ontogenetisch wenigstens eine Andeutung dieser Wanderung wiederfinden? Davon ist aber bisher nichts, garnichts nachgewiesen. Und schliesslich: man sehe sich einmal die Struktur einer inneren Kiemendeckelkieme an: sie hat ebenso wie die Spritzlochkieme im Prinzip die Struktur der inneren Kieme. (cf. 130, pag. 41 f. u. pag. 64 u. 131, Taf. V, Fig. 6.) Das ist aber bei unseren äusseren Kiemendeckelkiemen durchaus nicht der Fall. Sie gleichen vielmehr ihrem Bauplan nach völlig den zweifellos ektodermalen äusseren Kiemen der Amphibien. Der allgemeine Bau einer Polypteruskieme ist von dem einer Axolotlkieme, Typus I, nicht wesentlich unterschieden, selbst die Bevorzugung der unteren Kante ist beiden gemeinsam, und das längere Bestehen der Kantenfransen beweist meiner Ansicht nach, dass auch bei Polypterus die Besetzung der inneren Fläche sekundär ist. Jedoch während, wie wir sehen werden, die platte Form des

Körpers bei Uredelenkiemen sekundär ist, müssen wir hier wohl, entsprechend der Konfiguration des Kiemendeckels, den Kiemenkörper uns primär platt vorstellen. Die Calamoichthyskieme unterscheidet sich von der Polypteruskieme nur dadurch, dass ihr Körper sich verzweigt hat — eine Erscheinung, die wir bei den Perennibranchiatenkiemen wiederfinden werden. Es scheint mir demnach sehr viel wahrscheinlicher, dass diese Kiemen, wie die Amphibienkiemen, rein ektodermaler Abkunft sind, dass sie ebenso äussere Kiemen des Hyoidbogens sind, wie die Amphibienkiemen den drei folgenden Visceralbogen zugehören und schliesslich noch die dritte Protopteruskieme eine Kieme des vierten Visceralbogens darstellt.

Ebenso wie die ganze Gruppe der Ganoiden, so sind wahrscheinlich diese äusseren Kiemen nur geringe Überbleibsel ehemals weitverbreiteter Erscheinungen. (Man vergleiche den gezackten Kiemendeckel von *Acipenser* 168, Fig. 90, Taf. 10.) Vielleicht stimmt jene *Arteria hyomandibularis*, von der Maurer (122, pag. 39) vermutete, dass sie „vielleicht eine Kommissur zwischen ventralem Herzen und dorsaler Aorta vorstelle, welche phylogenetisch älter sei, als die hinteren Kiemenarterienbogen“, überein mit der zu den Kiemendeckelkiemen gehenden Arterie. Sie wäre dann wohl ein Beweis dafür, dass früher allgemein in den Verlauf dieser Arterie ein schon in frühester Embryonalperiode funktionierender Kiemenapparat eingeschaltet gewesen sei.

### III. Die äusseren Kiemen der Dipnoër und Amphibien.

#### A) Dipnoi.

Im voraus will ich bemerken, dass die beiden Gruppen dieses Genus eine Nebenkieme des Operkulum besitzen, deren bei beiden Arten verschiedene Ausbildung und Blutversorgung Günther veranlasste (68), sie bei *Ceratodus* als Pseudobranchie, bei den Dipneumonon als Operkularkieme zu bezeichnen. Jedenfalls ist sie in beiden Fällen eine innere Kieme des Hyoidbogens, hat uns also hier nicht weiter zu beschäftigen.

1. *Dipneumona*. (Figur 9 und 10.)

Dass bei *Protopterus* über der vorderen Extremität dicht über dem oberen Ansätze des Operkulum äussere Kiemen, über einander liegend, nach hinten und etwas nach oben gerichtet und dem Körper beinahe anliegend, vorkommen, steht seit langer Zeit fest — alles Übrige scheint zweifelhaft und bestreitbar oder vielmehr, wie ich zu zeigen gedenke, wechselnd zu sein.

Hat *Protopterus* überhaupt in jedem Alter äussere Kiemen? Oder verliert er sie im höheren Alter? Zweifellos sind sie bei Exemplaren von einem Meter und darüber, die man doch unbedingt als erwachsene bezeichnen muss, gefunden worden (3). Ich selbst habe sie bei keinem der mir zur Verfügung stehenden Exemplare, die teilweise eine Grösse von einem halben Meter erreichten, ganz vermisst. Sie können also, scheint es, in jedem Alter vorkommen. Und doch hat sie Owen (133), der erste Beschreiber, nicht gesehen und ich glaube nicht, dass wir berechtigt sind, ein Übersiehen dieser Gebilde anzunehmen. Ebenso wenig sah sie Hogg (84, pag. 212). Weiterhin berichtet uns M'Donnel (45), dass er sie unter acht Exemplaren bei einem gänzlich vermisst habe. Und schliesslich versichert uns Ayers (2, pag. 480), sie hätten bei einer ganzen Reihe von Exemplaren vom weissen Nil völlig gefehlt. Auch will ich gleich konstatieren, dass sie bei *Lepidosiren paradoxa* (9, 13, 72, 90) und bei *Lepidosiren dissimilis* (Castelnau, 45), die ich unbekümmert um den Streit der Systematiker, ob sie besondere Spezies darstellen, hierhersetzen will (cf. 3), völlig fehlten — was vielleicht nicht ohne Zusammenhang damit ist, dass auch der — bei den Dipnoern ebenfalls ins Schwanken (cf. 90, pag. 637) geratene — Apparat der inneren Kiemen bei *Lepidosiren* reduzierter ist. Doch scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass auch *Lepidosiren* in der Jugend stets äussere Kiemen besitzt, eine Vermutung, die bis heute um so unwiderlegbarer ist, als jugendliche Exemplare



dieser Spezies noch nicht gefunden worden sind. — Es scheint also, dass diese Gebilde, bei den Dipneumonon gewisser Gebiete (Brasilien, weisser Nil) regelmässig, bei den übrigen hie und da fehlen, ohne dass man dies als Norm für die älteren Tiere ansehen könnte.

Bei den Exemplaren, bei denen äussere Kiemen gesehen worden sind, wechselt wiederum die festgestellte Zahl. Parker (143, pag. 163), der Monographist des Protopterus, hat stets drei gesehen, ebenso M'Donnel (45), Owen (136), Wiedersheim (204, pag. 119 und 207), Peters (145), während Klein (98) und Jardine (95) nur zwei gesehen haben. Ebenso differieren die Abbildungen, wobei ich des Kuriosums halber erwähne, dass Albrecht (1) links eine, rechts zwei zeichnet, während Claus (36, pag. 649) seinen Protopterus mit vier Kiemen versehen sein lässt. — Um die Frage, wieviel Kiemen vorhanden sind, zu entscheiden, habe ich die sämtlichen Exemplare des hiesigen Instituts genau daraufhin untersucht. Unter 16 einwandfreien Exemplaren fand ich bei acht jederseits zweifellos nur zwei Kiemen, sodass weder eine auch noch so kleine makroskopische oder mit der Lupe sichtbare Prominenz, noch ein Hautdefekt, der auf eine etwa abgerissene dritte Kieme schliessen liess, zu erkennen war. In weiteren acht Fällen waren ebenso sicher beiderseits drei Kiemen vorhanden, wobei freilich die dritte Kieme, die unterste, oft recht klein war; doch waren dies keineswegs durchgehends die älteren, grösseren Tiere. Das Resultat also: Variation auch der Zahl der Kiemen ohne zweifellose Beziehung zum Alter.

Ebenso wechselt die Länge und Form der Kiemen. Die unterste, variable, fand ich 1—3 mm lang, die oberen einander ungefähr gleich, 3—11 mm. Doch scheinen andere sie grösser gesehen zu haben. Ich habe stets nur unverzweigte, bald fadendünne, bald mehr fleischig keilförmige, bald mehr platte Gebilde gesehen — ein Übergang von der Keilform zur platten Form,



wie wir ihn später bei den Salamandriden wiederfinden werden. Ebenso verschieden werden sie von den verschiedenen Schriftstellern beschrieben. Peters (145) behauptet, sie seien bei den jüngeren Exemplaren dünner, bei den älteren breiter. Parker (142) spricht von Seitenästen und vergleicht sie ein andermal mit den äusseren Kiemen einer jungen Kaulquappe, eine Beobachtung, die er vielleicht weniger aus der Erfahrung, als aus einer gelegentlichen Bemerkung von Wiedersheim (204, pag. 709) geschöpft haben mag. Claus (35, pag. 879) nennt sie gefranste Kiemenbäumchen, worunter ich mir nur Gebilde, ähnlich der Kieme von *Siren* oder *Proteus* vorstellen könnte.

Vielfach kann man kaum einen Unterschied zwischen den beiden Seiten konstatieren. Bei etwas besserer Entwicklung jedoch zeigt sich die Aussenseite lederartig fest, auch in der Farbe mehr der äusseren Haut gleichend, die Innenseite heller, sammtartig weich und ihre ganze Fläche nebst den Seitenrändern mit zahlreichen (vielleicht 40—60) ganz kleinen, höckerigen, bis kurzfädigen, oft nur mit der Lupe erkennbaren Prominenzen besetzt (cf. Fig. 10). Falls wir über deren Bedeutung noch zweifelhaft sind, giebt uns die mikroskopische Untersuchung sicheren Aufschluss. In jede dieser Prominenzen geht von einer der beiden, mehr an der Innenseite im Kiemenkörper liegenden Arterien aus ein kleiner Zweig, biegt um und mündet in eine der zahlreicheren mehr der Aussenseite genäherten Venen, während seines freien Verlaufes nur von einem platten Epithel bekleidet — die Prominenzen sind also zweifellos gleichwertig den dem Kiemenkörper der Salamandroiden anhängenden Kiemenfäden. Sie gehören hauptsächlich der unteren Hälfte der Innenfläche an, während wir an der oberen Hälfte mehr gefässlose kürzere Prominenzen aus weniger plattem Epithel, und zwischen den Vorsprüngen die ganze Innenfläche mit einem mehrschichtigen Epithel bekleidet finden. Die Prominenzen sind fast gänzlich pigmentfrei. Die Aussenseite des Kiemenkörpers

besitzt das mehrschichtige Epithel der Haut. Auch das, das Innere des Kiemenkörpers bildende, überall reichlich mit gelbem und schwarzen Pigment versehene Bindegewebe zeigt deutliche Verschiedenheit der oberen und unteren Hälfte: in der unteren Hälfte ist es zellarm und reichlich von Gefässen durchzogen, in der oberen zellreich und gefässarm. — Ausserdem sieht man im Kiemeninnern nach innen von den Arterien zu ein Muskelbündel, das sich an einem anderen Exemplar deutlich in zwei getrennt zeigt. Zwischen diesem und dem dicken Epithellager der Innenseite liegt ein Nerv, wohl für den Muskel bestimmt — hier und da sieht man auch einzelne Nervenfasern zwischen den Muskelfibrillen. Ein anderer Nerv verläuft in der Mitte der Aussenseite und teilt sich nach der Spitze zu in zwei. Ein kleineres Nervenästchen finde ich noch fast konstant im Bindegewebe der oberen Hälfte mehr nach aussen zu. Die Arterie der obersten äusseren Kieme stammt von der Kiemenarterie des zweiten, die der zweiten von der des dritten, die der dritten, kleinsten, variablen von der des vierten Branchialbogens. Ebenso verlaufen nach Parker (143, pag. 176) die Venen. Nach Peters (145, pag. 7 nebst Fig. 3) dagegen verläuft die Vene der dritten Kieme mit der der zweiten zusammen zur Vene des dritten Branchialbogens. Vielleicht bestehen auch hier variable Verhältnisse, je nach der Ausbildung der dritten Kieme. Über die Herkunft der Nerven und Muskeln habe ich nichts eruieren können. Wenigstens würdigt Humphry (87) die Muskeln der äusseren Kiemen keiner Beachtung. Wahrscheinlich haben auch die Muskeln und Nerven Beziehungen zu denen der Visceralbogen. Die Nerven dürften aus dem Glossopharyngeus oder Vagus oder aus beiden stammen.

Die Differenz der oberen und unteren Hälfte der Kieme wird uns verständlich, wenn wir die Salamandridenkieme zum Vergleich heranziehen — dort war ursprünglich zweifellos nur die untere Fläche des keilförmigen Kiemenkörpers mit Kiemen-

fäden besetzt — erst allmählich breiteten sich die Kiemenfäden auf der ganzen hinteren Fläche bis zum oberen Rande aus. Genau denselben Prozess hat — denke ich mir — die Protopteruskieme in ihrer phylogenetischen Entwicklung durchgemacht und macht ihn andeutungsweise auch heute noch ontogenetisch durch, wobei ich es unentschieden lassen muss, ob die oben konstatierte mangelnde Symmetrie einem Jugendstadium oder einem Stadium jenseits des Höhepunktes der ontogenetischen Entwicklung entspricht. Jedenfalls zeichnet Peters (145, Taf. III) die Kiemenfäden — so lang wie auf dieser Zeichnung habe ich sie nirgends gesehen — symmetrisch zu beiden Seiten einer fadenfreien Mittelpartie liegend, welcher ich ebenfalls nie begegnet bin. Noch ist die eigentümliche und von der bei Amphibien vorkommenden abweichende Lage der Kiemen — die oberste und eher etwas weiter als die andern nach hinten gerückte, ist dem vordersten der drei beteiligten Kiemenbogen zugeordnet — zu erklären. Der Grund dafür kann wohl nur der sein: der sich dicht unterhalb der äusseren Kiemen einschiebende Kiemendeckel hat bei seinem Wachstum von vorn nach hinten die angrenzenden Hautpartien mitgenommen und damit die bisherigen Inhaber jener Körpergegend, die äusseren Kiemen, in der einzig möglichen Richtung nach hinten und oben — und zwar die am meisten vorn gelegenen am meisten nach oben — verdrängt.

Fassen wir alles zusammen, die Variation der Existenz, der Zahl, der Länge, der Form der Kiemen, die geringe und wechselnde Länge der Kiemenfäden, ihre an der oberen und unteren Hälfte charakteristisch verschiedene Entwicklung — so ergibt sich, dass wir es bei Protopterus mit einem rudimentären Organ par excellence zu thun haben, das in seiner Blütezeit allem Anschein nach von einer Salamandridenkieme sich in keinem wesentlichen Punkte unterschied. Bei den Organen, wie sie jetzt sind, kann von irgend einer beträchtlichen Funktion natürlich nicht die Rede sein.

Es ist merkwürdig, wie lange und wie sehr diese Gebilde missdeutet worden sind. Jardine (95, pag. 22), der, nebenbei konstatiert, die inneren Kiemen von Protopterus mit den äusseren von Siren vergleicht, uns aber in demselben Atemzuge versichert, sie entsprächen in allen wesentlichen Punkten denen der echten Fische, näherten sich jedoch in ihrer Fadenform denen der Perennibranchiaten, dieser Jardine vermutet, dass diese „rudimentary members“ von Knorpelstrahlen gestützt seien und sieht darin Extremitäten primitivster Form — der vorzeitig heraufbeschworene Geist der Gegenbaurschen Extremitätenhypothese! Stannius (185a), Günther (69a), die Lehrbücher der Zoologie und vergleichenden Anatomie führen sie einfach unter der Kategorie der „accessorischen Respirationsorgane“ auf. Wiedersheim hat sie früher einmal als Schultergürtelkiemen in Anspruch genommen. Boas (15, pag. 347) wehrt sich nur energisch dagegen, sie mit der äusseren Kieme von Polypterus in irgend welche Beziehung zu bringen, während doch schon Owen (135, pag. 267) in den fünfziger Jahren erklärte, dass die Existenz von ähnlichen Kiemenfäden bei Haien und Rochen niemanden zu hindern brauche, die dauernden Kiemenfäden von Protopterus als ein Zeichen seiner Verwandtschaft mit den Amphibien aufzufassen. Er war also der erste, der wenigstens die Möglichkeit in Betracht zog, dass es analoge Bildungen seien. In der That scheint es zweifellos, dass diese äusseren Kiemen völlige Analoga der äusseren Kiemen der Amphibien sind: sie sind, wie diese, aller Wahrscheinlichkeit nach rein ektodermale Bildungen, hängen ebenfalls sicherlich ursprünglich mit den Kiemenbogen zusammen, werden ja auch von den Arterien der Kiemenbogen versorgt und sind erst sekundär durch das Tieferücken des Kiemenkorbes an ihre jetzige Stelle gekommen. Nur in einem Punkte unterscheiden sie sich beträchtlich von ihnen: sie gehören nicht den drei ersten posthyoidealen Kiemenbogen an, sondern, wie die Herkunft ihrer Gefässe beweist, dem zweiten



bis vierten. Dennoch ist es nicht ausgeschlossen, dass die Dipneumonen ursprünglich auch die erste Kieme der Amphibien besessen haben — mit dem Wegfall der inneren Kieme des ersten postthyoidealen Kiemenbogens wäre dann wohl auch sie geschwunden. Und wiederum wäre die schon so sehr rudimentäre dritte Kieme des Protopterus bei den Amphibien ganz weggefallen. So scheint es mir nicht unmöglich, dass wir hier einen, dem der Vorfahren der Amphibien nahe verwandten Kiemenapparat vor uns haben.

## 2. *Ceratodus* (Fig. 11).

„*Ceratodus* hat keine äusseren Kiemen“, so versichern uns seit Huxley (89) und Günther (68) die Monographien über *Ceratodus*, die Lehrbücher der Zoologie und vergleichenden Anatomie, und es wurde hierin ein Hauptunterschied gegenüber *Protopterus* gesehen. Nur Ayers (2, pag. 480) macht bei Besprechung der *Protopterus*kieme die Angabe: „Nach Günther besitzen auch die jungen Exemplare des *Polypterus*, *Ceratodus* und anderer Ganoiden solche äusserliche Kiemen.“ Doch steht an der von Ayers angeführten Stelle (68, pag. 553) nur: „Accessory external gills have hitherto been found in certain examples of *Protopterus* and *Polypterus*.“ Jedoch lese ich in der Ichthyologie (68, pag. 358): „We may infer, that the young are provided with external gills as in *Protopterus* and *Polypterus*.“ Ein interessanter Beitrag zur Lehre von der Metamorphose der Citate! Auch Semon (180), bis heute der einzige, der Embryonen dieses Dipnoers wissenschaftlich untersucht hat, versichert uns zu wiederholten Malen (cf. pag. 44, 47, 50), *Ceratodus* habe in keiner Phase seiner Entwicklung äussere Kiemen. Zwar beschreibt und zeichnet er Kiemen, die offenbar von der oberen Gegend des Kiemenkorbes ausgehen und eine Zeit lang sogar unter dem Operkulum hervorragen (Taf. VII, Fig. 45, meine Fig. 11), dann aber von diesem überdeckt werden — aber er



behauptet, das seien innere Kiemen und die Abwesenheit larvaler, sogenannter äusserer Kiemen ist ihm eine charakteristische Eigentümlichkeit des *Ceratodus*. Aber die oben citierte Figur war mir verdächtig: jederseits ein dickes, fleischiges, zugespitztes, auf der einen Seite auch noch etwas eingekerbtes Gebilde, das sollten „die hintersten, noch nicht völlig vom Operkulum bedeckten Kiemen“ (Erklärung zur Figur) sein? Und zwar „innere“? (44, 47, 50). So sehen weder die fadenförmigen Fortsätze der inneren Kiemen, die wir von den Selachiern her kennen, noch die dickeren, aus den Kiemenspalten herausragenden inneren Kiemen von *Acipenser* (168, Taf. X, Fig. 89 u. 91) aus. Und dort befinden sich wenigstens eine ganze Anzahl in einer vertikalen Reihe neben einander, hier ist aber nur eine noch übrig und zwar allem Anschein nach die am meisten dorsal gelegene, die einzige der hintersten Kiemenblättchenreihe, die diese beträchtliche Länge und Ausbildung erreicht hat — und zwar in recht kurzer Zeit, da erst innerhalb der zwei Wochen, die zwischen dem vorigen Stadium und diesem liegen (vergl. die Erkl. zu Taf. VII), die Kiemenspalten durchgebrochen sind? Mir scheint diese Deutung Semons — ich muss natürlich die völlige Richtigkeit der Zeichnung voraussetzen — recht unwahrscheinlich, und ich möchte eine andere, meines Erachtens wahrscheinlichere vorschlagen. Semon ist der einzige, der das Material besitzt, die Frage zu entscheiden: er mag in seiner grossen Arbeit über *Ceratodus* die Entscheidung fällen. Ich vermute: an vorderen Kiemen, die nach der Erklärung zur Figur vorhanden sind, seien zwei Paare vorhanden, ebenso, wie die hinteren fleischig zugespitzt, vielleicht gelappt, alle am oberen Ende der Visceralbogen sich ansetzend, alle mögen sie nachher vom Operkulum überdeckt werden und verschwinden und das Ganze seien — drei Paar, vielleicht schon vor Durchbruch der Kiemenspalten ihre Entwicklung von der Haut aus beginnende, nur embryonal angelegte, nach Überwachsung durch den Kiemen-

deckel wieder verschwindende äussere Kiemen. Diese äusseren Kiemen wären wahrscheinlich Analoga der oben von Protopterus beschriebenen. Aber es wäre doch ein beträchtlicher Unterschied zwischen beiden: die einen werden vom Kiemen-deckel überdeckt und verschwinden, die andern werden von demselben emporgehoben und dislociert und vegetieren weiter. Es muss demnach bei den beiden Dipnoern der Kiemen-deckel eine verschiedene Lage haben: bei Protopterus erhebt er sich zwischen dem oberen Rande der Visceralbogen, soweit sie die Kiemenspalten begrenzen, und den äusseren Kiemen, so dass er dicht oberhalb der Pektoralflosse endigt und die äusseren Kiemen im Niveau der Gesamtoberfläche des Kopfendes erhalten werden; bei Ceratodus umfasst er wie bei den caducibranchiaten Amphibien auch die äusseren Kiemen, endigt mithin beträchtlich dorsalwärts von der vorderen Extremität und die in die Kiemenhöhle versenkten äusseren Kiemen atrophieren. In der That finden wir diese verschiedene Entfernung des oberen Kiemen-deckelansatzes von der Pektoralflosse noch bei erwachsenen Tieren vor.

Wenn Boas (16, pag. 553 nebst Figur) die Salamanderkieme von den inneren Kiemen von Ceratodus ableitet, so kann ich darin nicht mehr sehen als eine rein formale Spielerei. Erstens ist die Salamanderkieme keineswegs der Urtypus der Amphibienkieme, und die einfachste Kiemenform, die der Anuren, hat wiederum nicht die für Boas' Hypothese nötige Zweireihigkeit der Fortsätze; sodann ist die Salamanderkieme, wie später gezeigt werden wird, eine rein ektodermale Bildung, die noch nicht einmal mit der, ebenfalls teilweise ektodermalen Kiemenplatte nachweisbar im Zusammenhang steht, während die Boas allein bekannten inneren Kiemen von Ceratodus, ganz wie die übrigen inneren Fischkiemen, im grossen und ganzen sicherlich eine entodermale Bildung, eine Differenzierung des Darmepithels für respiratorische Funktionen sind — irgend ein phylogenetischer

Zusammenhang zwischen so differenten Gebilden scheint mir undenkbar.

Noch einen Punkt, der, wie mir scheint, bisher nicht genügend beachtet ist, möchte ich hervorheben. *Ceratodus* besitzt ein wohl ausgebildetes „Diaphragma“ (cf. 16, pag. 338 und 185a, pag. 210, 211), d. h. eine an die Konvexität des Kiemenbogens sich ansetzende Membran, an die die Kiemenblättchen sich mit einer Längskante ansetzen. Diese Membran ist einerseits der Scheidewand der Kiementaschen bei den Selachiern, dem verschieden stark ausgebildeten Diaphragma der Ganoiden und Teleostier, andererseits der häutigen, meist kiemenfreien, nur bei den Anuren wiederum Kiemen tragenden Kiemenplatte der Amphibien völlig homolog; es persistiert dieses Gebilde durch beide Tierkreise hindurch.

## B. Amphibien.

Dass die Amphibien durch Kiemen und durch Lungen atmen, haben wir schon in der Schule gelernt, und man sollte denken, dass zu allen Zeiten der für dieses Tierreich charakteristischen Atmung, der durch äussere Kiemen, einige Aufmerksamkeit geschenkt worden wäre. Dies ist auch nach dem Wiedererwachen der Naturwissenschaften im vorigen Jahrhundert vielfach der Fall gewesen, Roesel (160), Spallanzani (183) und viele Geringere haben sich eifrig mit diesen Organen beschäftigt, und schliesslich hat Rusconi (162—167) in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts durch seine klassischen Arbeiten über verschiedene Amphibien, ihre Entwicklung, ihre Larven, einen gewissen Abschluss in diese Untersuchungen gebracht. Einige ergänzende Beobachtungen waren der neueren und neuesten Zeit vorbehalten, aber im allgemeinen finden wir in den Schriften aus der Mitte dieses Jahrhunderts vollkommen korrekte Angaben über die äusseren Kiemen. Aber fast scheint es einem, als sollten diese Kenntnisse und Errungenschaften früherer

Zeiten wieder verloren gehen, wenn man sich neuere Lehr- und Handbücher daraufhin ansieht. Nur selten findet man eine Beschreibung, die ein klares Verständnis dieser Bildungen beweist, kaum, dass die äusseren und inneren Kiemen der Anuren scharf auseinander gehalten werden! Ein ganz schlagendes Beispiel kann ich nicht unterlassen anzuführen: in dem Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie von C. Vogt und E. Yung (197, pag. 623) werden die glockenförmigen Kiemen von *Notodelphys* als innere Kiemen aufgefasst, schliesslich wird ebenda den drei Paaren äusserer Kiemen von *Proteus* und *Menobranhus* nachgesagt, es sässen die ersteren auf zwei, die letzteren auf vier Kiemenbogen. Und da man sie keiner genauen Betrachtung und Beschreibung würdigte, hat man diese Gebilde, die doch schon, rein ästhetisch betrachtet, so anziehend sind, auch falsch und schlecht gezeichnet. Zum Beispiel zeichnet Ecker (52) die äusseren Froschkienen von der Mitte der Kiemenbogen sich erhebend, und Claus (36, pag. 97) hat diese Zeichnung unbedenklich kopiert. Der „Amphibiologe“ Knauer (99, pag. 51) zeichnet die Tritonkienen wie drei — sicherlich schon längere Zeit als Flederwische benutzte — Gänseflügel, die Proteuskienen wie drei übereinander geschobene, von konvexen Rändern begrenzte Kämme (pag. 114) und kann es nicht unterlassen, diese schöne Abbildung bei seiner „eingehenden Beschreibung“ der Atmungsorgane zu wiederholen (pag. 51). Und dabei ist die Beschreibung noch dürftiger als die Abbildungen! Auch in dieser Beziehung hat Rusconi, der freilich seine Zeichnungen selbst stach (165, pag. VI), alle seine Vorgänger und einen nicht geringen Teil seiner Nachfolger weit übertroffen. — Ich will versuchen, mit Berücksichtigung auch der zuverlässigen älteren Quellen und, soweit wie möglich, auf eigene Untersuchungen gestützt, eine genaue Darstellung der äusseren Kiemen der Amphibien zu geben.

In der systematischen Einteilung der Amphibien schliesse



ich mich ganz der neuerdings von den Vettern Sarasin vorgeschlagenen an (170, pag. 245).

## 1. Urodela.

### a) Caeciloidea.

#### a) Amphiumidea (Derotremata).

Obgleich J. Müller (126, pag. 200) 1831 noch Zweifel darüber äusserte, ob die Derotremen äussere oder innere Kiemen besässen, so ist doch schon zu Beginn dieses Jahrhunderts von vielen Zoologen, z. B. Cuvier (82, pag. 10), Harlan, Leuckart (109, pag. 260) die Vermutung ausgesprochen worden, dass sie äussere Kiemen besitzen. Gesehen worden sind sie zuerst bei *Menopoma* und zwar von dem Bonner Professor Mayer in den dreissiger Jahren — seitdem hat, soweit ich sehe, niemand mehr die Menopomakieme in einigermaßen ausgebildetem Zustande zu Gesicht bekommen. Ich lasse Mayers Bericht hier wörtlich folgen (121, pag. 95, Nachschrift): „Am äusseren Ende des ersten Kiemenbogens sitzt rechts ein Büschel schwarzer Zotten, deren Zahl 8—10 beträgt und wovon die grössten  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Linie messen; an dem zweiten ein ganz kleines zweites und am dritten ein ganz kleines auf. Auf der linken Seite findet dasselbe statt, nur bilden die Zotten eine mehr zusammenhängende Reihe. Die Kiemenblätter sind verhältnismässig breiter. Es sind also bei *Menopoma* Kiemenbüschel in früheren Zeiten vorhanden, welche durch Resorption allmählich verschwinden. Ebenso werden die Kiemenblätter schmaler.“ Das Tier, das übrigens zwei gleich grosse Kiemenspalten besass, war 4 Zoll 6 Linien lang (circa 11 cm) und wahrscheinlich waren die Kiemen schon stark zurückgebildet. Man kann nicht sagen, dass wir uns nach dieser Beschreibung ein genaues Bild von diesen Organen machen könnten.

In neuerer Zeit hat nur Boas (17, pag. 179) einmal an der linken Seite oberhalb der Kiemenöffnung eine zungenförmige,



7 mm lange Hautverlängerung gesehen, „die ohne Zweifel als ein nur ausnahmsweise persistierendes Kiemenrudiment gedeutet werden muss“. Auch hat er nach der Gegend der äusseren Kiemen vom zweiten und dritten Arterienbogen abgehende Gefässe beobachtet.

Noch will ich konstatieren, dass Mayer (121, pag. 71) berichtet, dass die Kiemenbogen eines Menopoma noch kurze Kiemensäume trugen; wir finden also auch hier die wahrscheinlich allen Amphibien — wenn auch in verschiedener Ausbildung — zukommenden Kiemenplatten.

Dass der nahe Verwandte des Menopoma, der japanische Riesenmolch, ebenfalls äussere Kiemen besitze, hat bereits Cuvier bestimmt vermutet, und Hyrtl (91, pag. 17) spricht davon, dass es „certa conjectura sit, ut quam certissima, Cryptobranchum ex ovo exclusum, ope branchiarum externarum respirare“, — bis heute aber hat kein Forscher diese Kiemen gesehen, und unser einziger Beleg für ihre Existenz ist — die Zeichnung eines japanischen Bilderbuches (wiedergegeben in 170, pag. 30), die E. v. Martens nach Europa gebracht hat, und die mit groben Umrissen das ungeschlachte erwachsene Tier und daneben zwei plattschwänzige Junge zeichnet, die auf jeder Seite drei ungefähr gleich lange äussere Kiemen zeigen (Fig. 13). Die Kiemen gleichen einfach gefiederten Blättern, deren stets opponierte Seitenzweige nebst dem Endblatt nadelförmig sind. Doch darf man wohl eine gewisse Idealisierung des Gegenstandes durch den Zeichner annehmen und braucht darum noch nicht die — sonst bei Kiemen ohne ausgesprochenen Kiemenkörper nirgends wiederzufindende — strenge Opposition der beiderseitigen Verzweigungen für bewiesen zu halten. Jedenfalls scheint mir durch diese Zeichnung festgestellt, dass die Jungen eine Zeit lang mit Kiemen versehen frei im Wasser leben.

Es ist bedauerlich, dass die äusseren Kiemen, die sonst vielfach Blättern gleichen, ihnen in ihrer paläontologischen

Fixierbarkeit beträchtlich nachstehen. Die Eiweisssubstanzen sind eben weniger konsistent und abdrückbar als die Cellulose der Blattnerven — sonst könnten sicherlich auch von dem *Homo diluvii testis*, dem *Andrias Scheuchzeri*, äussere Kiemen der Jugendstadien im Abdruck erhalten sein.

Die Kiemen von *Amphiuma* sind erst 1890 von Hay entdeckt, beschrieben und abgebildet worden und zwar bisher nur an noch im Ei befindlichen Larven. Hay berichtet an zwei verschiedenen Stellen (70 und 71) fast gleichlautend darüber — ich lasse den einen seiner Berichte (70, pag. 12) hier im Wortlaut folgen (cf. Fig. 12): The larvae possess conspicuous gills; and since they are evidently near the period of hatching, it becomes quite probable that these gills will be retained for some time after the young have betaken themselves to the water, their native element. The gills consist of three pairs and are of the simply pinnate form. The second gill is the longest measuring about 9 mm in length and gives off from the main stem ten delicate twigs. Only once have I observed any of these lateral filaments to divide. The first and third gills are somewhat shorter and have about eight lateral branches each. In all the main stems and the lateral twigs may be seen arteries and veins filled with the coagulated blood. Three gill-slits are still open, the first and second of which become closed in the adult.“ In neuester Zeit hat Kingsley (97, pag. 671), leider ohne eine Abbildung zu geben, gegen Hays Darstellung einige Einwendungen erhoben. „The figures, which illustrate this, are strikingly like those of the *Sarasin* of the branchiae of the *Ichthyophis* larvae. In the larvae, which I studied the resemblance is not so striking. The three gills of either side are united at the base into a common trunk, the gill filaments are not bipinnately but irregularly arranged, and in none of my specimens have I found more than one gill cleft open.“

Fassen wir die mitgeteilten, so vielfach unklaren und lückenhaften Berichte zusammen; so ergibt sich, dass alle Derotremen in gewissen Stadien ihrer Entwicklung im Ei, die sie nach Hay (40, pag. 31) wie *Ichthyophis* unter Brutpflege der Mutter durchmachen, und vielleicht auch für eine darauffolgende, dann aber sicherlich recht kurze Zeit des Larvenlebens im Wasser drei Paar, den drei ersten Kiemenbogen zugeordnete, äussere Kiemen mit einem wenig ausgeprägten, weder Muskeln noch Nerven enthaltenden Mittelstrahl und — nur bei *Amphiuma* hie und da noch verzweigten, sonst stets unverzweigten Seitenstrahlen, nebst einem gleichartigen Endstrahl besitzen. Betreffs der Grössenverhältnisse der drei Kiemen scheint keine Konstanz zu bestehen.

### β) *Caeciliida*.

Schon 1829 vermutete Cuvier, (43, pag. 99) aus dem Vorhandensein von drei Bogenpaaren des Zungenbeines bei *Caecilia*, dass sie in der Jugend Kiemen besässe, und Johannes Müller (127 und 128, pag. 391) glaubte wenige Jahre später zugleich mit den Kiemenlöchern innere Kiemen bei ihnen entdeckt zu haben, die jedoch von andern, z. B. Peters (146), für äussere gehalten wurden; auch Stannius (186 b, pag. 199) spricht — wohl in gleichem Sinne — von „Überresten von Kiemenbüscheln“. Doch sind die wirklichen äusseren Kiemen einer solchen Cäcilie (*Ichthyophis glutinosus* Fitzinger = *Epicrium glutinosum*) erst vor wenigen Jahren von den Vettern Sarasin (170) gefunden und in ihrer gesamten Entwicklung in Wort und Bild meisterhaft dargestellt worden. Auch mir stand eine mit Kiemen versehene Larve von *Ichthyophis* zur Verfügung, doch habe ich, ausser dem Resultate der mikroskopischen Untersuchung, den Sarasinschen Angaben wenig hinzuzufügen oder an ihnen zu ändern, schliesse mich vielmehr im folgenden denselben fast vollkommen an.

Lange vor Durchbruch der Kiemenspalten erheben sich in der Gegend des dorsalen Endes der Visceralbogen drei Knötchen.

Unter stetem Zurückbleiben des hintersten wachsen sie allmählich zu beträchtlichen Fortsätzen heran, treiben Seitenzweige und imponieren in späteren Entwicklungsstadien als drei mächtige, schliesslich die halbe Länge des Tieres erreichende, federförmige äussere Kiemen.

Die Entstehung der Kiemen vor Durchbruch der Kiemenspalten und das Entferntsein der beiden ersten von der Stelle, die später die Kiemenspalten innehaben, ist ein einwandfreies Zeugnis für die rein ektodermale Natur der Cäciliidenkieme, und, da deren Verwandtschaft mit den Kiemen der übrigen Angehörigen der Sarasin'schen Urodelengruppe (170, pag. 245), den Amphiumiden, Ichthyoden und Salamandriden, ausser Zweifel steht, der Urodelenkieme überhaupt.

Die entwickelte Kieme (Fig. 14) besitzt einen an der Basis vielleicht  $1\frac{1}{2}$  mm breiten, etwas abgeplatteten, 1–2 cm langen, allmählich sich zuspitzenden Schaft. An diesen setzen sich beiderseits, bald gegenübergestellt, bald alternierend, 20–30 feine, 4–5 mm lange, etwas abgeplattete Seitenzweige und ein gleichartiger Endzweig an. Diese verschmälern sich ebenfalls allmählich, laufen jedoch nicht, wie sie Sarasin zeichnet (Heft I, Fig. 38 u. 48), in eine Spitze aus, sondern sind am Ende abgerundet. Wirklich spitz endet überhaupt kein Kiemenblatt, wie das schon aus dem regelmässigen Umbiegen der Gefässe am Ende desselben zu vermuten ist.

Die mikroskopische Untersuchung der Kieme ergibt, dass der Schaft ein 2–3schichtiges, abgeplattetes bis kubisches Epithel besitzt, und dass in seinem Innern ausser zellreichem Bindegewebe 2 grosse und mehrere kleine Gefässe zu finden sind. Muskeln und Nerven sind nicht darin enthalten. Am Epithel scheinen hie und da Reste eines Flimmerbesatzes vorhanden zu sein. Die Seitenzweige zeigen ein meist nur gegen die Spitze hin zweischichtiges plattkubisches Epithel, das zwei konstante



grössere kapillare Randgefässe und ein Paar dazwischen befindliche Kapillaren nebst geringem Bindegewebe umschliesst.

Welches ist nun die Funktion dieser hoch differenzierten und für die kleine Larve doch recht bedeutenden Gebilde? Schon während sich die Larve unter der Obhut der Mutter noch im Ei befindet, hat eine geringe Reduktion der Kiemen stattgefunden, und trotzdem schon eine ganze Anzahl im Wasser lebender Cäcilienlarven gefunden worden ist, hat noch nie jemand diese äusseren Kiemen an ihnen gesehen. Es gehen dieselben also bei der Wanderung der Larve ins Wasser, oder wenigstens gleich darauf, verloren — ob durch Abfallen oder Resorption, ist unentschieden. Die gewöhnliche Funktion der äusseren Kiemen, die der Wasseratmung, kann also hier nicht statt haben. Die Funktion der Kiemen muss in die Zeit ihrer höchsten Entwicklung fallen, in die Zeit, wo die Larve sich unter der Brutpflege der Mutter befindet, und muss in erster Linie in dem Gasaustausch mit der Aussenwelt oder mit den Sekreten der Mutter — entweder direkt oder indirekt durch Vermittelung der Eiflüssigkeit — gesucht werden. Es sind die äusseren Kiemen, die sonst Larvenatmungsorgane sind, hier embryonale Respirationsorgane geworden. Aber damit ist ihre Funktion noch nicht erschöpft. Während der Entwicklung im Ei steigt das Gewicht des Embryos fast auf das Vierfache. Es findet also eine Aufnahme von Stoffen, in erster Linie wohl von Wasser, durch die Hülle des Eies hindurch statt, und man thut wohl den der Umhüllung eng anliegenden Kiemen nicht Unrecht, wenn man ihnen hauptsächlich diese Funktion zuschreibt — sie sind also auch embryonale Wasserresorptionsorgane. Doch scheint es höchst unwahrscheinlich, dass diese gewaltige Gewichtsvermehrung allein auf die Aufnahme von Wasser zurückzuführen sei — wahrscheinlich sind auch Nährstoffe und Salze aus den Sekreten der Mutter resorbiert: wir hätten also in den äusseren Kiemen auch embryonale Nutritions-



organe zu sehen — sie hätten somit gewissermassen die Funktionen der Placenta der Säugetiere übernommen. Die Kiemen sind für diese Leistungen besonders geeignet durch die Dünnheit ihrer Epidermis, die grosse Zahl und zweckmässige Verteilung der Blutgefässe — im Leben sind die Kiemen durch Blutfüllung stets schön rot gefärbt — und durch ihre stete Bewegung in der Eitlüssigkeit (170, pag. 21), die wohl durch Muskeln der Visceralbogen, die sich an der Basis der Kiemen ansetzen, geleistet wird.

Die enorme Entwicklung der Kiemen im Ei hat einen Lagewechsel der beiden hinteren im Gefolge gehabt (170, pag. 21): die wohl mit stärkerer Wachstumsfähigkeit begabte zweite Kieme hat sich vor der dritten vorbei nach hinten gestreckt, ist so scheinbar zur dritten geworden und hat sich in der Längsrichtung des Embryos, die wohl der grössten Länge des nunmehr wahrscheinlich elliptisch gewordenen Eies entspricht, zur grössten von allen weiterentwickelt, die weniger entwicklungsfähige dritte, jetzt scheinbar zweite, hat mit dem geringeren Raum in der darauf senkrechten Richtung fürlieb genommen.

Was sind nun aber jene schon von J. Müller (127, pag. 710 und 128, pag. 391 f.) bemerkten „schwarzen Fransen, welche an den Hörnern des Zungenbeins oder der Kiemenbogen festzusitzen scheinen, aber nicht aus den Löchern hervorthängen“, die dann später bald für innere Kiemen, bald für äussere erklärt wurden? Durch die Sarasinschen Figuren (Heft IV, Fig. 119–122) erfahren wir, dass sie den ersten drei posthyoidealen Kiemenbogen zugehören, dass sie gänzlich ungefranste, glattrandige, lappenartige Bildungen sind, während sie Peters (146) als gezackt beschreibt. Die Sarasins erklären, sie entsprächen zweifellos „den sogenannten Kiemenplatten der Salamanderlarven“, so wie sie fünfzig Jahre früher schon Hogg (84, pag. 214) den Kiemenplatten der Ichthyoden an die Seite gestellt hatte, und dennoch sagen sie: (170, pag. 256). „Wir neigen uns trotz mancher Bedenken zu der Ansicht, dass diese

an den Knorpelbogen sitzenden Flügelchen als Rudimente echter innerer Fischkiemen aufzufassen seien“ und machen sich dabei eines Widerspruchs schuldig, denn innere Kiemen oder auch nur Rudimente von solchen sind bis heute bei keinem urodelen Amphibium nachgewiesen worden (122, pag. 2). Ich fände nichts dagegen einzuwenden, wenn man diese Flügelchen dem oben bei *Ceratodus* näher beschriebenen Diaphragma der Fische einfach gleichstellen wollte. Aber an dieses Diaphragma setzen sich doch erst die inneren Kiemen an, ein solches Diaphragma ohne seitliche Anhänge könnte man doch nie und nimmer als Rudiment einer inneren Kieme auffassen. Ebensowenig kann man dies mit den Flügelchen der Cäcilien thun, deren reichliche Blutversorgung ja immerhin eine respiratorische Funktion beweisen mag. Sie sind eben wirkliche Kiemenplatten, die sich von denen der Salamanderlarven, ausser ihrer eventuellen Zackung, nur dadurch unterscheiden, dass sie nie ein Kiemendeckel bedeckt — denn auch den Kiemenplatten der Salamanderlarven dürfte eine gewisse respiratorische Funktion nicht abzusprechen sein (cf. 16, pag. 520).

Wenn Boas (18) in Bezug auf die Ichthyophiskieme bemerkt: „Bei anderen Embryonen dieser Abteilung hat man statt derartiger Kiemen eine grosse, gefässreiche Platte an jeder Seite gefunden“, so kann darunter nur ein physiologischer Ersatz verstanden werden, wobei freilich — ohne Beweis — das gänzliche Fehlen äusserer Kiemen vorausgesetzt ist.

Eine höchst merkwürdige Kiemenbildung finden wir bei einer amerikanischen Cäcilie, der *Typhlonectes compressicauda* (= *Caecilia compressicauda* D. u. B.), von der Peters 1874 (148) eine genauere Beschreibung geliefert hat, aus der ich mit Zuhilfenahme der Sarasinschen Beschreibung (170, pag. 25 f.) das folgende entnommen habe (Fig. 15). Am Nacken des 157 mm langen, aus dem Eileiter geschnittenen Tieres, das übrigens keine Spur von seitlichen Kiemenöffnungen zeigt,

ragen zwei 55 mm lange, platte, unregelmässig gestaltete, deutlich aus zwei aneinander gelegten Membranen bestehende Lappen hervor, auf denen sich je ein Gefässstamm verzweigt und die an der schmalen queren Basis mit einander zusammenhängen. Aus ihrer platten, konvex-koncaven Gestalt lässt sich schliessen, dass sie ursprünglich dem Körper dicht angelegen haben. Sarasin (170, pag. 34) vermutet, dass sie durch Verwachsung aus mehreren Kiemen entstanden sein könnten: dass sie, wie Peters mitteilt (148, pag. 485), nur je eine Arterie erhalten, scheint mir nicht gerade für diese Vermutung zu sprechen — doch wird die Richtigkeit dieser Angabe bezweifelt. Nach ihrem Abfallen bleibt eine epidermislose, quere Narbe zurück. Die Funktion ist jener der Ichthyophis Kieme völlig gleich — nur dass sie sich innerhalb des mütterlichen Körpers abspielt. Man kann wohl nicht umhin, mit Sarasin diese Bildungen nicht durch sekundären Wegfall der Verzweigungen zu erklären, sondern sie auf das — heute noch in der Ontogenese jeder Amphibien Kieme wiederkehrende — Stadium eines einfachen ungeteilten Fortsatzes zurückzuführen. Den vielleicht kleineren Larven der Vorfahren dieses Tieres — die Larve ist die grösste bekannte, im Mutterleibe lebende Amphibienlarve — genügten wohl die allgemeinen Bedeckungen für diese Funktion. Bei dem phylogenetischen Grösserwerden der Larve trat dann das Bedürfnis nach einem besonderen Organe dafür auf, der grösste und wachstumsfähigste Kiemenfortsatz bot ein brauchbares Objekt für die Selektion, und mit der beanspruchten Leistung war auch die Form des Organes gegeben. Bei dem Austausch von Stoffen mit dem mütterlichen Körper kam es darauf an, in der auf die Richtung dieser materiellen Bewegung senkrechten Richtung eine möglichst ausgedehnte Fläche zu schaffen, jede Spaltung und Teilung wäre hier zweckwidrig gewesen; der nach aussen konvexe, ungeteilte, platte Lappen entspricht dieser Forderung am besten. Die Vorfahren von Ichthyophis besaßen zweifellos schon feder-

förmige Kiemen, ähnlich denen von *Amphiuma* oder *Kryptobranchius*, ihre Funktion bestand auch noch — analog der gewöhnlichen Kiemenfunktion — in dem Austausch von Stoffen mit einer allseitig sie umgebenden Flüssigkeit, der Eiflüssigkeit, in der sie sich auch lebhaft bewegten (170, pag. 21.), hier brauchte eine durch die neuen Funktionen verlangte Oberflächenvergrößerung nur durch Wachstum unter Beibehaltung des alten Stiles zu erfolgen — die Vorfahren von *Typhlonectes* hatten wahrscheinlich keine oder doch nur sehr rudimentäre, nicht federförmige Kiemen, hier geht der Stoffaustausch wahrscheinlich direkt vor sich ohne Vermittelung einer umspülenden Flüssigkeit — so wurde hier ein neuer Stil geschaffen, der für die neue Funktion zweckmässigste.

Ausser *Typhlonectes* ist bisher nur noch *Siphonops thomensis* als Larve im mütterlichen Körper gefunden worden und zwar von Greeff (67, pag. 31), aber es waren „weder äussere Kiemen noch Reste derselben, noch äussere Kiemenöffnungen vorhanden, noch endlich etwas von inneren Kiemen wahrzunehmen“. Greeff vermutet, dass die Larve ihre, die Atmungsorgane betreffende Metamorphose bereits vollendet habe. Doch kann man wohl die Möglichkeit des völligen Wegfalls der Bildung äusserer Kiemen hier ebenso wenig wie bei den Batrachiern von vorn herein in Abrede stellen. Überhaupt scheint es mir ein recht gewagtes Beginnen, hier irgendwie mit Analogieschlüssen zu operieren, und wenn z. B. Peters (148, pag. 483) aus dem Vorhandensein von Kiemenlöchern bei *Caecilia oxyura* schliesst, „dass bei dieser Art sich keine blasenförmigen Kiemen entwickeln“, so kann man heute einwenden: Warum sollten nicht Kiemenlöcher ebenso gut wie mit Federkiemen mit blasenförmigen Kiemen zusammen existieren können? — Wahrscheinlich existieren sie sogar bei *Typhlonectes* in früheren Larvenstadien gleichzeitig! Lassen wir lieber die Hypothesen und warten wir geduldig weitere Forschungen ab, die, wie die Sarasinschen Morpho-



logie und Biologie in gleicher Weise berücksichtigen; sie werden uns gewiss noch manche überraschenden Aufschlüsse bringen.

Jedenfalls müssen wir uns die ursprüngliche Cäciliidenkieme, die vielleicht jetzt noch bei eierlegenden Arten ohne Brutpflege zu finden ist, ihrem Typus nach gänzlich der Derotremenkieme gleichend vorstellen, so dass also die Kiemenverhältnisse wohl dazu stimmen, wenn man (39, pag. 444) die Cäciliiden als nahe Verwandte der Derotremen und beide gemeinsam als mit den übrigen Urodelen verwandt auffassen will.

Die Angehörigen der Cäcilioidengruppe haben den Mangel eines — quergestreifte Muskeln und reichliches Bindegewebe führenden — Kiemenkörpers, die (jedoch nicht ganz regelmässige) Abnahme der Grösse der Kiemen von vorn nach hinten mit den Anuren, die beiderseitige Verzweigung der Kiemen mit den Salamandriden gemeinsam. Schliesslich erinnert die relative Entfernung des Kiemenansatzes vom Kiemenloche bei *Ichthyophis* lebhaft an die Verhältnisse bei *Protopterus*.

Für die den Cäciliiden nahestehenden Labyrinthodonten sind Kiemenbogen im Jugendzustande nachgewiesen — die äusseren Kiemen dürften den Larven dann wohl auch nicht gefehlt haben.

## b) Salamandroida.

### a) Salamandrida.

Die kiementragenden Larven der Salamandriden gehören zu den am längsten bekannten: schon Aristoteles erwähnt sie als *χορδύλοι* (cf. 111, pag. 57 und 112, pag. 89—92), Imperati (94, pag. 786) bildet eine ganze Salamanderfamilie ab, und der wundergläubige Wurffbain (210) schien wenigstens den Behauptungen anderer über ihre Existenz Glauben zu schenken — aber andere bildeten aus ihnen immer noch eigene Genera und diese Erkenntnisse wurden so wenig erweitert und verallgemeinert, dass noch im Jahre 1800 Latreille fragte: „Les jeunes Salamandres terrestres ont-elles des branchies“?



(107, pag. 19). Erst in den ersten Jahrzehnten dieses Jahrhunderts wandten viele diesen Larven ihr Interesse zu und Forscher, wie Cuvier, Blumenbach (164, pag. 15 und 16), von Schreibers (177, pag. 153), Rathke (153 und 155), Funk (59), Daudin, von Siebold<sup>1)</sup> (181) haben die Antwort auf jene Frage gegeben. Insonderheit aber hat Rusconi, ein exakter Beobachter und kluger Experimentator wie wenige — vor allem auch auf biologischem Gebiete — durch seine Untersuchungen über verschiedene Salamandriden (162, 164, 167) viele Lücken glücklich ausgefüllt und namentlich auch eine genaue Beschreibung ihrer Respirations- und Cirkulationsorgane geliefert.

In neuerer Zeit haben Boas (16 und 17) und Maurer (122) zur Kenntnis der Kiemengefäße und auch der Kiemen selbst wertvolle Beiträge geliefert, van Bambecke (7 und 8), Gasco (60), Lessona (109), haben die Entwicklung der Larven und damit auch der Kiemen eingehend dargestellt, so dass wir über die Kiemen dieser Gruppe heute ziemlich befriedigende Kenntnisse besitzen. Bisher hat nur Schreibers (177, pag. 533) einmal auf der Versammlung der Naturforscher und Ärzte zu Wien im Jahre 1833 eine vergleichende Zusammenstellung der Salamandriden- und Perennibranchiatenkiemen vorgelegt. Doch scheint er dieselbe nicht litterarisch veröffentlicht zu haben. Seitdem hat niemand den interessanten Versuch gemacht, die verschiedenen Kiemenformen auf eine zurückzuführen — ausser etwa Boas (16), der es beiläufig und, wie mir scheint, in verschiedener Beziehung ohne Glück unternimmt. Über die Kiemen der amerikanischen Salamandriden giebt Cope (40, pag. 31 eine gute schematische Übersicht. In der Diskussion der letzten Jahrzehnte über die Neoteniefage (28, 32, 101, 199) hat wohl

---

<sup>1)</sup> von Siebold war übrigens der erste, der feststellte, dass die Höcker des Filterapparates nicht Fortsätze des knorpeligen Kiemenbogens, sondern Hautbildungen seien (181, pag. 3), eine Entdeckung, die später noch mehrfach gemacht wurde, z. B. von Boas (16, pag. 516).

die biologische Bedeutung der Kiemen, nicht aber ihre Morphologie Beachtung gefunden. Ich werde im folgenden, auf eigene makroskopische und mikroskopische Untersuchungen, sowie auf solche mit der Lupe, gestützt, diesen Versuch machen. Was über Entwicklung, Gefässe, Nerven etc. gesagt ist, ist anderen jedesmal angegebenen Arbeiten entnommen.

#### Triton.

Ich habe die Larven verschiedener Tritonarten untersucht, irgend einen erwähnenswerten, konstanten Unterschied zwischen den Kiemen derselben aber nicht finden können, wie auch genaue Abbildungen der Larven abweichender Arten z. B. von *Triton exiguus* (164, pag. 51—53 nebst Taf. III, Fig. 3) einen Unterschied nicht erkennen lassen. Die folgende Beschreibung, sowie die Abbildungen gelten also für alle Spezies. Ich will die Tritonkieme als Paradigma der Salamandridengruppe nach allen Richtungen genau beschreiben und, um Wiederholungen zu vermeiden, später stets auf diese Darstellung verweisen und nur das Abweichende mitteilen.

Zur Entscheidung der Frage, ob die Kiemen nachweisbar rein ektodermalen Ursprungs sind, ist es wichtig zu wissen, ob ihre erste Anlage vor Durchbruch der Kiemenspalten gebildet wird. Nach van Bambeke (8, pag. 326,) erscheinen die Kiemenvorsprünge teilweise vor Durchbruch der Visceralspalten, und Thompson (190, pag. 294) und Maurer (122, pag. 20) geben erst nach der Anlage des Kiemenwulstes den Durchbruch der Kiemenspalten an. Nach Gasco (60) dagegen erscheint beträchtlich nach diesem Durchbruch erst der Kiemenwulst. Dieser Wulst teilt sich dann bald durch zwei Furchen in drei hintereinander liegende Buckel. Diese wachsen rasch zu drei kolbenförmigen Gebilden aus, die den drei ersten Kiemenbogen zugeordnet sind.

Mehrfach ist in der Litteratur von vier Kiemen die Rede z. B. 12, pag. 14, 16 und 165, pag. VIII)! Es ist dann

dann entweder der Kieferbogenfortsatz mitgezählt, ein ursprünglich hinter dem Auge, dann mehr ventral gelegener Fortsatz, der nur kurze Zeit besteht — und nicht einmal bei allen Arten (cf. 122, pag. 22) — und wohl trotz Maurer, der ihn für ein Homologon der äusseren Kiemen zu halten geneigt ist (122 pag. 20), nur ein embryonales Haftorgan ohne verwandtschaftliche Beziehung zu den Kiemen ist. Demgemäss scheint er auch bei den lebendig gebärenden Arten zu fehlen — wenigstens erwähnt ihn Rusconi (167) bei *Salamandra maculosa* weder, noch zeichnet er ihn. Oder man hat in einem etwas späteren Stadium die Anlage der vorderen Extremität mitgerechnet oder man hat nicht richtig gezählt.

Die aus dem Kiemenwulst hervorgegangenen Fortsätze verzweigen sich beim weiteren Wachstum fortschreitend in der Weise, dass nach einiger Zeit das ganze Gebilde Geweihform besitzt (60, Taf. VII, Fig. 43), wobei die Geweihenden fast ausnahmslos nach hinten und unten gerichtet sind. In diesem Stadium bietet der Habitus der Kieme keinen wesentlichen Unterschied von dem der Anurenkieme dar. Weiterhin gruppieren sich die Verzweigungen allmählich gleichmässig zu beiden Seiten eines anfangs kaum stärkeren Hauptstrahles, so dass jetzt die Kieme der von *Amphiuma* oder *Kryptobranchus* ähnelt (60, Taf. III, Figg. 44 und 45). Doch nimmt der Hauptstamm bald durch Einwandern von Muskeln und Bindegewebe an Volumen gegenüber den Zweigen zu und entwickelt sich so zum Kiemenkörper, einem Gebilde, das der Salamandroidengruppe eigentümlich ist.

Bei Tritonlarven von 2—3,5 cm Länge finden wir die drei Kiemen hinter und übereinander stehend, an toten Tieren direkt nach hinten und etwas nach oben gerichtet dem Körper anliegend, beim lebenden Tiere im Ruhezustande etwas vom Körper abstehend. Die vorderste, unterste Kieme ist 1—2 mm, die folgende 2—4 mm, die dritte 2—6 mm lang. Stets nimmt die

Grösse von vorn nach hinten zu. Der Kiemenkörper gleicht ungefähr einer dreikantigen Pyramide, deren grösstes Dreieck mit einer Basis von  $\frac{1}{2}$ —1 mm und einem Winkel an der Spitze von ca.  $20^{\circ}$  nach aussen, deren zweitgrösstes nach innen und deren sehr spitzwinkeliges, schmales drittes nach unten und etwas nach innen sieht. Der obere Rand ist gewöhnlich ein wenig konvex, der untere etwas konkav. An den beiden Kanten des unteren Randes setzt sich je eine Reihe 20—40 platter, 2—3 mm langer, langgestreckt dreieckiger, an der Spitze etwas abgerundeter, ihre Kanten wenigstens an ihrer Basis einander zukehrenden Kiemenfransen an (Fig. 16). Nur selten ist eine Reihe von Kiemenfransen eine Strecke weit verdoppelt. Ich will der Einfachheit halber diese Form der Tritonkieme als Typus I derselben bezeichnen.

Bei etwas älteren Larven, von ca. 4 cm Länge, findet sich namentlich an den beiden hinteren Kiemen ein etwas anderer Bau. Es hat sich die hintere Hälfte des unteren Dreiecks unter Verdrängung der inneren Dreiecksfläche verbreitert, so dass die Spitze des Kiemenkörpers aus einer dreieckigen Pyramide zu einem fleischigen Blatte geworden ist, an dessen beiden Kanten sich die nunmehr nach oben und unten gerichteten beiden Kiemenblattreihen ansetzen. Die Reihe des oberen Randes nimmt bei der hintersten Kieme höchstens die Hälfte desselben, bei der mittleren höchstens ein Viertel ein. Die von den beiden Reihen eingeschlossene Fläche bleibt ohne Fransenbesatz, doch sind die Blattreihen nicht stets deutlich einreihig, hie und da zeigt sich eine Verdoppelung der Reihe. Ich will diese zweite Form der Tritonkieme, die offenbar nur ein erstes Glied in einer Reihe von Umbildungen, deren weitere Glieder wir später kennen lernen werden, darstellt, fernerhin Typus II derselben nennen (Fig. 17).

Der Kiemenkörper zeigt wenig zahlreiche, braune bis schwarzbraune Punkte, die sich in einiger Entfernung vom oberen Rande



zu einer demselben parallel laufenden, ziemlich kontinuierlichen Linie gruppieren. Direkt am unteren Rande sieht man aus der Tiefe eine gleiche Pigmentlinie durchschimmern, die man besser von der unteren Fläche aus zwischen den beiden Fransenreihen erkennt. Bei Lupenvergrößerung zeigen die Kiemenblättchen eine schmale, pigmentfreie Randzone und eine, von einem verschieden dichten, schwarzen Pigmentnetz, das meist nicht bis zur Spitze reicht, durchzogene mittlere Zone.

Behufs der mikroskopischen Untersuchung habe ich von allen mir zur Verfügung stehenden Kiemen Schnitte von 10—15  $\mu$  Dicke senkrecht zur Längsachse der Kieme angelegt. Die Erzielung feinerer Strukturverhältnisse war dabei nicht beabsichtigt — war doch auch das, meist schon Jahre lang in Alkohol befindliche Material dazu nicht geeignet! Gefärbt habe ich mit Hämatoxylin und Eosin. Daneben habe ich einige Kiemen frisch in Wasser untersucht.

Das Epithel der Kiemenfäden von Triton ist kubisch bis mässig abgeplattet, nach der Spitze zu meist einschichtig, an der Basis fast immer zweischichtig. Die Zellen haben einen runden Kern und sind bucklig vorgewölbt. Hier und da sieht man daran Residuen eines Flimmerbesatzes. Bei frischer Untersuchung einer Kieme von *Salamandra mac.* sah ich — an den Kiemenfäden, nie am Kiemenkörper — deutlich zahlreiche Büschel längerer Flimmerhaare, wie sie schon Leydig beschreibt und zeichnet (117, Fig. 23), die alle in lebhaftester, nach aussen gerichteter Bewegung waren. Leydig (115, pag. 186) sah dazwischen noch feinere gleichmässig verteilte Cilien, die er in der zuerst angeführten Abhandlung weder erwähnt noch zeichnet, deren Existenz ihm also wohl zweifelhaft geworden war. Pfitzner berichtet uns (150, pag. 497): „An dem Epithel der Kiemenblätter kommunizieren die Intercellularräume frei mit der Oberfläche, so lange die Kiemen funktionieren“. „Die hierdurch geschaffene Möglichkeit einer freien Kommunikation zwischen der

intercellularen Flüssigkeit und dem das Tier umgebenden Medium lässt sich direkt unter dem Mikroskop beobachten“ (ebenda pag. 495, cf. auch 170, pag. 57—72). Ich lasse die Richtigkeit dieser Beobachtungen dahingestellt.

Zwischen den beiden Reihen der Kiemenfäden besteht das Epithel aus zwei bis drei Schichten grosskerniger protoplasma- armer Zellen.

Der fortsatzfreie Rücken der Kieme zeigt erst eine einfache Schicht ziemlich platter Epithelzellen, dann eine meist doppelte Lage grosser Zellen mit hellem, etwas vakuolärem Protoplasma und relativ kleinen Kernen (Leydig'sche Zellen), zwischen denen, namentlich in der tieferen Schicht, Zellen des gleichen Charakters, wie die der anderen Seite, eingestreut sind. Hie und da findet man im Epithel des Kiemenkörpers spärliches, schwarzes bis gelbbraunliches Pigment, das dem Epithel der Kiemenfäden gänzlich fehlt. Das Epithel des Kiemenkörpers sowie der Kiemenfäden zeigt nach Paulicki (144, pag. 163) stets sehr reichliche Kernfiguren.

Gegen das Bindegewebe ist das Epithel von einer durch Hämatoxylin sich violett färbenden Basalmembran abgegrenzt, die den Kiemenfransen fehlt.

Die grosse Masse des Kiemenkörpers wird von einem ziemlich zellarmen, fibrillären Bindegewebe gebildet —, und wenn Dugès (47, pag. 174) von einer fibro-kartilaginösen Bekleidung der Gefässe spricht, so ist das falsch. Innerhalb befindet sich an der Seite der Kiemenfäden eine Arterie, von einem ziemlich breiten Ringe eines grobmaschigen Netzes gelbbraunen Pigmentes umgeben. Am Rücken der Kieme, nahe dem Epithel, liegt die Vene, von einem schmaleren Pigmentkranz umgeben. Es sind dies die beiden Gefässe, deren Pigmentstreifen wir schon bei der makroskopischen Besichtigung durchschimmern sahen. Daneben sehen wir noch im Bindegewebe an verschiedenen Stellen kleine Gefässe — die von den Kiemenfransen zurückführenden Venen.

Die Kiemenfransen haben stets zwei ungeteilt an den Kanten verlaufende kapillare Gefässe. Zwischen diesen befindet sich ein zellreiches, von dünneren Kapillaren durchzogenes Bindegewebe mit reichlichem, netzförmig verzweigtem, schwarzem Pigment.

Zu jeder Seite der Kiemenarterie liegt ein Muskel, der ungeteilt den Kiemenkörper bis zur Spitze durchzieht und nie Fortsätze in die Kiemenfäden sendet.

In der Nähe des einen Muskels findet sich konstant ein Nervenbündel, von dem ich auch nie Fortsätze in die Kiemenfäden verfolgen konnte.

Die Gefässe bilden sich nach Maurer (122, pag. 15 f.) derart, dass sich gleichzeitig drei primäre Gefässbögen und drei, von jenen sich lateral ausbuchtende, sekundäre Gefässe bilden, die sich in den kolbenförmigen Kiemenfortsatz hinein erstrecken und mit dessen weiterer Verzweigung sich ebenfalls teilen. Stets liegt im keilförmigen Kiemenkörper, wie in dem primären Bogen, die Arterie ventral, also den Kiemenblättchen genähert, die Vene dorsal; bei flächenhafter Ausbreitung des Kiemenkörpers liegt die Arterie innen, die Vene aussen.

Über die Herkunft der in den Kiemenbüscheln vorgefundenen Muskeln meldet uns Cuvier (42, pag. 197): „Die drei Kiemenbüschel werden hin und her bewegt durch ebensoviel Muskelpaare, die sich oberhalb und unterhalb an der konvexen Seite der Kiemenbögen befestigen“ und die, wie wir sahen, den ganzen Kiemenkörper durchziehen. Doch entspringen nach Fischer (57, pag. 38) die *Levatores branchiarum* von dem jeweils folgenden Kiemenbogen. Auch erwähnt dieser Autor Variationen der Kiemenbüschelmuskeln nach Zahl und Ansatz bei den verschiedenen *Perennibranchiaten*, worauf ich hiermit verweisen will, um meine Bemerkungen weiterhin auf die in den Kiemen selbst verlaufenden Muskelbündel beschränken zu können.

Die Untersucher des Nervensystems der Larve von *Salamandra maculosa*, von Plessen und Rabinowitz (151), bilden

zwar die äusseren Kiemen besonders ab, erwähnen aber nichts von den Nerven derselben. Doch wird von einem Aste des Vagus gesagt (pag. 18), er gehe mit dem Hauptaste zum ersten Kiemenbogen und vom folgenden: „er zerfällt in Äste, die zu den Muskeln und der Haut des Kiemendeckels und der Kiemenbögen gehn“ — so dass also wohl der Vagus die äusseren Kiemen versorgt, was eine Abbildung von Wiedersheim (207 b erste Auflage) mir bestätigt. Nach Wilder jedoch (209) wird bei Siren die erste und dritte Kieme vom Vagus, die zweite vom Glossopharyngeus versorgt. Fischers Angaben (57, pag. 140) weichen wiederum hiervon ab — nach ihm wechselt das Verbreitungsgebiet des Vagus und des Glossopharyngeus bei den verschiedenen Perennibranchiaten.

Die Kiemen bleiben beim Triton stets mehrere Monate — die Sommermonate — hindurch, manchmal werden sie noch den Winter über beibehalten, (*Triton alpestris* 101, pag. 349), ja manchmal werden Larven mit Kiemen geschlechtsreif, (*Triton marmoratus* 174, pag. 46, *Triton taeniatus* (*punctatus*) 96, *Triton alpestris* 56, *Triton cristatus* 51) — eine Form, die man früher unter dem Namen *Proteus tritonius* Laurenti als besondere Spezies aufgeführt hat. Wir haben also im Triton einen fakultativen Perennibranchiaten zu sehen — wenn wir mit diesem Ausdruck diejenigen Urodelen bezeichnen wollen, die als kimentragende Tiere geschlechtsreif werden können, wobei anzunehmen ist, dass sie dann das ganze Leben hindurch kimentragend bleiben, was auch mit den Beobachtungen Dumérils über *Amblystoma*, dass nur Individuen, die sich noch nicht fortgepflanzt haben, sich umwandeln (49, pag. 383), in bester Übereinstimmung steht.

In der Regel aber schrumpfen im Herbst die Kiemenfäden nach Verlust ihres Flimmerbesatzes (136, pag. 514) mehr und mehr ein, dann verkleinert sich auch der Kiemenkörper, dessen Gefässe noch eine Zeit lang den bisherigen Verzweigungstypus bewahrt haben (Vergl. 164, Pl. 5, Fig. 5), und schwindet, während



die Kiemenspalten vom Kiemendeckel überwachsen werden, durch Resorption gänzlich.

*Salamandrina perspicillata.*

Die Kiemen dieses, nach Wiedersheim (201) höchst entwickelten Salamandrinen haben, wie ich aus Lessonas Schrift ersehe (109), genau dieselbe Entwicklung wie die Tritonkiemen und stellen sich in ihrer höchsten Ausbildung folgendermassen dar. Die drei Kiemen sitzen — wie immer an das dorsale Ende der vordersten Visceralbogen sich ansetzend — auf einer gemeinsamen Hautvorwölbung. Sie besitzen einen ziemlich gut entwickelten, ungenau dreikantigen Kiemenkörper, an dessen beiden unteren Rändern sich je acht bis zehn kolbige Fortsätze ansetzen. Hier und da erhebt sich auch von der unteren Fläche ein Fortsatz. Das Ganze stellt also eine etwas vergrößerte Tritonkieme, Typus I, dar (Fig. 22).

*Desmognathus fusca.*

Über die Kiemen der Larven dieses amerikanischen Salamandriden war bis vor kurzem nichts bekannt, vielmehr bemerkt noch Cope (40, pag. 191) besonders: „there are no dermal appendages developed in this genus at the breeding season“. Erst neuerdings erwähnte Wilder beiläufig, dass die Larven die typischen drei Paar äusserer Kiemenbüschel besitzen (210, pag. 217), er fand sie schon bei Exemplaren von 16,5 mm. Mir liegen drei Entwicklungsstadien kientragender Larven in je mehreren Exemplaren vor. Bei 3 cm langen Larven zeigt sich ein recht gering entwickelter Kiemenkörper, an dem ca. 1 mm lange Kiemenfäden sitzen — 6—8 in jeder Reihe. Im folgenden Stadium ist der Kiemenkörper etwas prominenter und im letzten Stadium — die Larve ist 4 cm lang — haben wir die voll entwickelte Kieme vor uns, die in allen Beziehungen einer Tritonkieme, Typus I, im Kleinen entspricht. Der Kiemenkörper misst  $1\frac{1}{2}$ —2 mm, die Kiemenfransen, jetzt ca. 25, sind  $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$  mm

lang (Fig. 21). Auch hier nimmt die Grösse der Kiemen von vorn nach hinten zu.

An *Desmognathus* schliesst sich *Ochrophaea* nahe an. Da Wilder (l. c.) berichtet, er „habe keine Unterscheidungsmerkmale zwischen den Larvenformen der beiden Arten beobachtet“, so gleichen zweifellos auch die Kiemen einander.

Weiterhin schliessen sich hier wahrscheinlich die weitaus meisten Angehörigen der *Spelerpes*-Gruppe an. So meldet uns Cope (40, pag. 31) über die Kiemen der Larven von *Gyrinophilus porphyriticus* und *Spelerpes bilineatus*, die nach ihm (40, pag. 161) ein längeres Larvenleben als gewöhnlich haben: „Fimbriae flat, long, chiefly confined to the lower margin of process“ — also wohl eine *Desmognathus*-Kieme, etwas vergrössert und mit längeren Kiemenfäden versehen. Abzuweichen scheint nur *Plethodon*. Von ihm berichtet Cope (40, pag. 132), dass er schon als ganz kleine Larve sich umwandelt: die Kiemen hätten daher keine Funktion. Über *Plethodon cinereus* bemerkt er (pag. 134), dass derselbe mit Kiemen das Ei verlässt, sie jedoch bald verliert. Die Kiemen beschreibt er: „Fimbriae few, subclavate“, sie ähneln also vielleicht den Kiemen von *Pseudobranchius* oder einer degenerierten Sirenskieme, was mit der Tatsache gut übereinstimmen würde, dass *Plethodon* während seines ganzen Lebens nie im Wasser existiert (cf. 212, pag. 273). Von *Pelonectes* und *Chioglossa* hat Bosca Larven gesehen (19, pag. 248 und 250), aber er meldet uns nichts über ihre Kiemen. Tourneville erwähnt von *Pelonectes Boscai* (192, pag. 86): „un tout jeune, qu'il serait fort difficile, si l'on ignorait la provenance, de distinguer des jeunes Tritons ponctué et palmé“, woraus wir wohl auch auf die Gleichheit der Kiemen schliessen dürfen.

### Salamandra.

I. Wenn man die Kieme einer aus dem Uterus geschnittenen Larve von *Salamandra maculosa* zum ersten Male sieht,

so wundert man sich über die gewaltige Verschiedenheit von der Tritonkieme. Sie ist grösser und hat die Form eines fingerförmig gelappten Blattes. Der Körper ist kaum länger als der der Tritonkieme, aber ganz platt, kaum dicker als die Kiemenfransen. Diese setzen sich 6–8 jederseits in einer Reihe, die Ebene des Kiemenkörpers fortsetzend, an ihn an, ohne sich markant von ihm abzusetzen — manchmal nehmen noch einige wenige von der Innenfläche ihren Ursprung. Sie sind meist so lang wie der Kiemenkörper, ja übertreffen ihn teilweise an Länge beträchtlich (Fig. 18).

II. Nachdem diese Kiemen sich schon gegen Ende des intrauterinen Lebens verkleinert haben (115, pag. 253), ändert sich ihre Form wesentlich mit der Geburt des Tieres und mit dem Eintritt des Wasserlebens — eine auffallende und für unsere Auffassung der Kiemen sehr ins Gewicht fallende Tatsache, um deren Erklärung sich schon Rusconi vergebens bemühte (167, pag. 39 u. 50). Bei freilebenden Larven finden wir einen fleischigen Kiemenkörper, ähnlich dem der Tritonkieme und bald diesem, bald jenem Typus derselben sich nähernd, an den sich eine grössere Anzahl von Kiemenfäden als vorher ansetzen (diesen Unterschied hat auch v. Siebold 181, pag. 1 konstatiert), die jedoch gegen früher an Länge reduziert sind (so auch Boas 16, pag. 517). Die Zahl der Kiemenfäden ist beträchtlich geringer als bei der Tritonkieme — ca. 20 in jeder Reihe.

Wodurch erklärt sich jene eigenartige erste Form der Salamanderkieme? Zweifellos dadurch, dass der Landsalamander in jener Zeit im mütterlichen Körper lebt! Dann aber müssen wir die durch das intrauterine Leben an den Kiemen hervorgerufenen Veränderungen viel reiner und widerspruchsfreier bei *Salamandra atra* durchgeführt sehen, die doch ihr ganzes Larvenleben im Uterus zubringt. Betrachten wir also erst deren Kiemen!

In der ersten Zeit der Entwicklung gleichen die Kiemen

von *Salamandra atra* denen der im Uterus befindlichen Larven von *Salamandra maculosa*. Weiterhin treten die Kiemenfransen verhältnismässig zurück und der Kiemenkörper mehr und mehr in den Vordergrund. Bei 4–6 cm langen Larven von *Salamandra atra* finden wir jederseits drei Kiemen (Fig. 19), die uns von vorn herein durch ihre Länge imponieren — es sind auch in der That die relativ längsten in der ganzen Salamandridengruppe. Bei meinen Exemplaren misst die vorderste 5–7, die zweite 6–10, die dritte 10–15 mm. Aber wahrscheinlich werden sie noch beträchtlich länger, denn Hyrtl versichert uns (90, pag. 56), dass sie in einer gewissen Periode der Entwicklung bis zum Schwanzende reichen. Die erste Kieme liegt nach vorn und oben, die mittlere nach oben und hinten, die hinterste nach hinten dem Körper des Tieres direkt an.

Vor allem erfreuen sich die Kiemen eines sehr ausgebildeten Kiemenkörpers — die mehrfach z. B. auch von Wiedersheim im Lehrbuch und Grundriss reproduzierte Abbildung von Frl. von Chauvin (33, Fig. 4) ist in dieser Hinsicht unrichtig — ich wenigstens habe bei *Salamandra atra* nie so körperlose Kiemen gesehen. Der Kiemenkörper ist ziemlich dünn, platt, an der Basis 2–4 mm breit und stellt ein langgestrecktes, gleichschenkeliges Dreieck dar. An der Basis ist die erste und zweite Kieme oft, die zweite und dritte fast stets einige Millimeter weit mit einander verwachsen. Durch die Mitte des Kiemenkörpers zieht eine etwas dunklere Linie, die sich bei Betrachtung mit der Lupe als durch zwei Reihen von Chromatophoren gebildet erweist — eine gleiche, etwas weniger ausgeprägte sieht man an der Innenseite. An jeder Kante des Kiemenkörpers setzt sich eine einfache, nur an der Spitze gelegentlich verdoppelte Reihe von 20–40 Fransen an. Dieselben sind platt, an ihrer Basis ca.  $\frac{1}{2}$  mm breit, 2–4 mm lang, regelmässig sich zuspitzend, doch am Ende etwas abgerundet. Sie nehmen von der Basis des Kiemenkörpers nach der Spitze zu



etwas an Länge ab. Die Fransen, sowie der ganze Kiemenkörper zeigen zahlreiche, hellbraune Pigmentpunkte. Bei der mikroskopischen Untersuchung fällt vor allem die geringe Dicke des Epithels des Kiemenkörpers auf: es ist zweischichtig, zudem ist noch die obere Schicht, besonders an der Aussenfläche, beträchtlich abgeplattet, und von jenen grossen, protoplasma-reichen Zellen, die wir am Kiemenkörper der Tritonkieme fanden, ist nichts zu bemerken. Das Epithel zeigt hie und da gelbes Pigment. Das Epithel der Kiemenfäden ist bald ein- bald zweischichtig. Cilien hat Wiedersheim darauf nicht wahrgenommen, (206, pag. 477.)

Dicht unter dem Epithel finden wir an der Aussenseite neben einer grossen, von gelbem Pigment umgebenen Vene, deren Verlauf wir daran schon makroskopisch erkannten, eine grössere Anzahl — bis acht — meist quer, seltener längs getroffener kleinerer Gefässe. Neben der Hauptarterie an der Innenseite finden wir noch zwei bis drei kleinere, nicht selten auf der grössten Strecke ihres Verlaufes von der Arterie zu den Kiemenfäden längs getroffene Gefässe. Die Kiemenfäden besitzen ausser den zwei Randgefässen zahlreiche Kapillaren in dem ziemlich breiten, mit gelbem Pigment reichlich versehenen Bindegewebe des Achsenstrahls.

Die zwei, zu beiden Seiten der Arterie liegenden Muskelbündel sind konstant in je drei gespalten. Ebenso ist der Nerv nicht mehr einheitlich. Gegen die Spitze zu wird das Bindegewebe gefäss- und zellreicher, das Epithel mehrschichtiger, die Kiemenfäden scheinen manchmal nur aus Epithel zu bestehen — offenbar finden hier noch lebhaftere Wachstumsvorgänge statt, es sind also die mir vorliegenden Kiemen noch nicht ausgewachsen (s. oben: Länge).

Es ist schon von andern mehrfach behauptet worden, z. B. von Leydig (115, pag. 276) und von Wiedersheim (206, pag. 477) und scheint auch mir zweifellos, dass diese Kiemen ebenso wie

die andern, die sich im Embryonalleben zu beträchtlicherer Grösse entwickeln, wichtige Funktionen für den Embryo zu erfüllen haben, dass sie, wie die Ichthyophis- und Typhlonecteskieme, embryonale Respirations- und Nutritionsorgane sind, und zwar scheint hier hauptsächlich auch der Kiemenkörper diesen Leistungen angepasst zu sein. Die Platttheit des Kiemenkörpers, seine auffallende Prävalenz gegenüber seinen Anhängen, das Verwachsensein der Kiemen an der Basis — alles dies liegt im Sinne des oben bei Besprechung der Typhlonecteskieme entwickelten Prinzips der Schaffung einer möglichst grossen Fläche, und die geringe Dicke des Epithels — besonders an der Aussen-seite, die zahlreichen Gefässe dicht unter demselben — mag dies nun durch eine Teilung der von den Kiemenfäden zurück-führenden Gefässe oder dadurch bedingt sein, dass sie in spitzerem Winkel zur Längsachse der Kieme verlaufen — mögen weiterhin diese Funktion begünstigen, wobei freilich eine Aufnahme geformter Elemente nach Wiedersheim (206, pag. 477) auszuschliessen wäre. Die Lebhaftigkeit der Stoffwechselprozesse beweist uns auch der Umstand, dass im mütterlichen Körper die vollentwickelten Kiemen stets blutrot gefärbt sind (33, pag. 330) und sich lebhaft in der sehr reichlich Blut und Serum enthaltenden Flüssigkeit des mütterlichen Eileiters auf und ab bewegen (206).

Die Kiemen scheinen übrigens nicht das einzige für solche Zwecke umgemodelte Organ zu sein. Der Schwanz der Larven der *Salamandra atra* ist nach v. d. Hoeven (82) relativ grösser als der von *Salamandra maculosa* und erleidet bei der künstlichen Einleitung eines Larvenlebens im Wasser beträchtliche Umwandlungen (33, pag. 334).

Die Umformung der Kieme für diese embryonalen Funktionen ist hier so weit getrieben, dass sie für die Funktion der Wasseratmung gar nicht mehr brauchbar ist (33, pag. 332). Die aus dem Uterus geschnittene und ins Wasser gebrachte Larve

verliert die Kiemen und produziert kurze, blasenförmige, nur mit wenigen Anhängen versehene, steif vom Kopf abstehende neue (Fig. 20). Bei Siren (202 u. 58, pag. 34), Proteus (33, pag. 335), Menobanchus (58, pag. 30), Axolotl (33, pag. 335), bei Tritonenlarven und Larven des gefleckten Salamanders werden verlorene Kiemen, wie viele andere Körperteile bei Amphibien (vergl. 58), reproduziert, ohne dass sich die neugebildeten von den alten wesentlich unterscheiden. Auch in dieser Beziehung nimmt also die Kieme von *Salamandra atra* eine ganz exceptionelle Stellung ein. Durch die Produktion einer so hoch entwickelten und für spezielle Embryonalfunktionen differenzierten Kieme ist die Produktionskraft des Tieres in dieser Richtung gewissermassen erschöpft, eine Reproduktion nicht möglich. Dem Atmungsbedürfnis des Tieres wird durch eine ganz plumpe, provisorische, geradezu atypisch zu nennende Bildung genügt. Vielleicht ist die von Frl. v. Chauvin konstatierte, der neugebildeten Kieme ähnliche Kiemenmissbildung (33, pag. 349) auf eine — bei dem weiten Transport von Graubünden nach Freiburg doch recht wohl mögliche — intrauterine Läsion der Kiemenbüschel, mit Verlust und andersartiger Reproduktion derselben zurückzuführen; sie würde dann die Unmöglichkeit einer Reproduktion auch unter völlig gleichen Verhältnissen — eben im Uterus — beweisen.

Schon einige Zeit vor der Geburt werden die Kiemen etwas zurückgebildet (33, pag. 342) und werden am Ende des intrauterinen Lebens rasch völlig resorbiert (177, pag. 530 u. 176, pag. 54), so dass die Jungen gänzlich ohne Kiemen zur Welt kommen.

Die Form der Kieme von im Uterus befindlichen Larven von *Salamandra mac.* erklärt sich analog wie bei *Sal. atra*. Nur ist hier die Umgestaltung für Funktionen des Embryonallebens im mütterlichen Körper in engen Grenzen gehalten, dafür aber auch die Möglichkeit einer Umwandlung der Kieme zu einem Atmungsorgane der weiterhin im Wasser lebenden Larve beibehalten worden. Die histologische Struktur ist, abgesehen von

dem allen Salamandridenkiemen Gemeinsamen, sehr wechselnd und zeigt ebenso wie die Gesamtform mannigfache Übergänge zwischen der Tritonkieme und der Kieme von *Sal. atra*. Wechselt doch auch die Zeit ihres Verweilens im Mutterleibe sehr bedeutend (177, pag. 529, cf. auch 100 und 55, pag. 497 f.), ja kann unter besonderen Umständen auf Null reduziert werden (26, pag. 211 u. 174, pag. 79). Bemerkenswert scheint nur, dass die Kiemen vor der Geburt gelbes, nach der Geburt fast nur schwarzes Pigment besitzen, worauf schon Leydig für das ganze Tier aufmerksam macht (115, pag. 255, ebenso 55, pag. 472).

Es liegt nahe und ist leicht, die platte Salamanderkieme auf Typus II der Tritonkieme zurückzuführen: man braucht sich nur den dort begonnenen Prozess der Verdrängung der hinteren Fläche durch die untere vollendet zu denken. Aber eine dem Typus I der Tritonkieme entsprechende Form, die wir doch als ontogenetisch vorausgehend zu postulieren hätten, wird nie vorher, sondern höchstens — bei *Sal. mac.* — nachher absolviert. Wir thun also besser und befinden uns mit dem tatsächlichen Verlaufe der Entwicklung in völliger Übereinstimmung, wenn wir die Sache so darstellen, dass, wenn die Kieme das oben erwähnten Derotremenstadium erreicht hat, das einwandernde Muskel- und Bindegewebe entsprechend den Bildungsgesetzen eines embryonalen Respirations- und Nutritionsorganes eine platte Form annimmt, und dass bei *Sal. atra* die folgenden Stadien als entbehrlich und infolge der weitgehenden Anpassung nicht mehr erreichbar wegfallen, bei *Sal. mac.* dagegen die für die Respiration der Larven brauchbareren Formen der Tritonkieme noch nachher gebildet werden.

Es scheint mir nicht geraten, von der in dieser Weise modifizierten und auch in ihrer larvalen Form vielfach wechselnden Kieme von *Sal. mac.* die übrigen Salamandroidenkiemen abzuleiten, wie Boas es thut (16); die Tritonkieme bietet einfachere,



ungetrübtere Verhältnisse und wird sich als für diesen Zweck ausserordentlich brauchbar erweisen.

Sal. mac. wird meist im April als kiementragende Larve geboren und verliert in der Regel im Herbst die Kiemen. Doch hat schon Rusconi einen Fall von längerer Dauer des Larvenlebens konstatiert (167, pag. 22); gleiche Beobachtungen sind später noch von Knauer, Schreiber, Camerano (28, pag. 20) gemacht worden.

### Pleurodeles Waltlii.

Über diesen spanischen Salamander finde ich bei Schreiber (174, pag. 61 und 62) folgende Angaben: „Von den drei grossen Kiemenbüscheln ist der mittlere der kürzeste, während der untere und längste bis hinter die Kniee der Vorderbeine reicht.“ Diese „untere“ Kieme ist wohl die hinterste. „Da man häufig Larven findet, die schon ziemlich erwachsenen Tieren an Grösse kaum nachstehen oder wenigstens die frisch verwandelten Jungen an Länge mindestens um das doppelte, an Volumen aber wohl um das sechs- bis achtfache übertreffen, so liegt die Vermutung nahe, dass diese Spezies sich nicht immer verwandelt, sondern nach Art der Axolotl — denen diese grossen Larven auch auffällig ähnlich sehen — nebst der vollendeten auch in der Larvenform oft durch das ganze Leben permanent vorkommt. Da unter einer Partie mir aus Andalusien zugekommener Pleurodeles, welche zu derselben Zeit und in demselben Tümpel gefangen wurden, die Anzahl dieser Larven und der erwachsenen Tiere nahezu eine gleich grosse war, so scheint diese Axolotlform vielleicht ebenso häufig vorzukommen wie die vollendete.“ Nur verstehe ich nicht, warum Schreiber sich mit einer Vermutung begnügt hat und nicht durch Untersuchung einer einzigen derartigen Larve auf die Entwicklung der Geschlechtsorgane eine sichere Entscheidung der Frage gebracht hat. Eine Beobachtung von Vaillant (193) spricht nicht gerade für diese Vermutung Schreibers. In der Menagerie des Pariser Museums ent-

wickelten sich aus Pleurodeleseiern Junge, deren Kiemen nach  $2\frac{1}{2}$  Monaten atrophierten, worauf sich sämtliche Tiere — 0,07 bis 0,08 m lang — ohne aus dem Wasser zu gehen, verwandelten.

### *Amblystoma mexicanum.*

Dieser grosse mexikanische Molch hat seine Stellung im System der Amphibien oft gewechselt. Als Alexander von Humboldt den ersten Axolotl nach Europa brachte, erklärte Cuvier (42) ihn für eine Larve. Doch sprachen sich andere Forscher, z. B. J. Müller, entschieden dagegen aus, ein Tier mit voll entwickelten Reproduktionsorganen als Larve gelten zu lassen, und so wurde er den Perennibranchiaten beigesellt (cf. 85 und 112). Die Beobachtungen Dumérils (48), die Experimente des Frl. von Chauvin (32) brachten die Erkenntnis, dass das Tier sich verwandeln könne — dass seine nordamerikanischen Verwandten dies regelmässig thun, wusste man bereits — und seit man durch Velascos Mitteilungen erfahren hat (194, cf. auch 40, pag. 453 f.), dass sich auch der *Siredon pisciformis* — entgegen der bisherigen Annahme — in seiner Heimat regelmässig verwandelt, zählt man die gesamte Gattung *Amblystoma* den Salamandriden zu, bei denen wir ja auch schon mehrfach Geschlechtsreife bei kiementragenden Individuen kennen gelernt haben.

Wenn wir die Abbildungen, die die Entwicklung der *Amblystoma mexicanum* darstellen, mit Rücksicht auf die verschiedenen Entwicklungszustände der Kiemen betrachten (8, Taf. XII, Figg. 31—34, und 138, plate 21, Figg. 1—3 und 5—7, doch sind Parkers Figuren wohl nicht ganz einwandfrei), so fällt uns auf, dass ein Stadium, das wir bei der Tritonkieme als Derotremenstadium bezeichneten, nicht vorhanden ist, da gleich mit dem Auftreten der beiderseitigen Verzweigung ein dickerer Mittelstrahl sich von den Seitenstrahlen als Kiemenkörper abhebt: ich vermute, dass dem eine frühzeitigere Ein-

wanderung der dem Kiemenkörper eigentümlichen Gewebsbestandteile, von reichlichem Bindegewebe, Muskeln und Nerven zu Grunde liegt.

Bei Larven von noch nicht 2 cm Länge finde ich Kiemen von 2 mm vom Typus I der Tritonkieme. Bei Larven von 5,5 mm ändert sich die Form etwas durch Verschmälerung der hinteren Fläche unter Verbreiterung der unteren. An jeder der unteren Kanten sitzen 3—4 Reihen von je 30 dichtgestellten, feinen, geraden Kiemenfäden — alle nach unten gerichtet. Die Grösse der Kiemen schreitet von vorn nach hinten fort, von 3—8 mm.

I. Kiemen von Larven von 9 cm Länge zeigen den Typus II der Tritonkieme. Vom oberen Rande sind bei der hintersten Kieme die hinteren zwei Drittel, bei den beiden vorderen das hintere Drittel mit nach oben gerichteten Kiemenfäden besetzt (Fig. 24). Die Kiemen nehmen nicht nur die Gegend über den Kiemenbogen ein, sondern greifen auch auf das obere Drittel der freien Kiemenbogen über. Da letztere nach hinten länger werden, so liegt jede folgende etwas über der vorhergehenden. Das Längenverhältniss der Kiemen ist nicht konstant, doch ist meist die hinterste die längste. Der Kiemenkörper ist dick, blattförmig. Die Zahl der Reihen der Kiemenfäden beträgt circa 10—12, so dass fast die ganze hintere Fläche besetzt ist. Die Fransen sind dreieckig, langgestreckt und nehmen, von der Basis des Kiemenkörpers nach der Spitze zu, von 10—1 mm ab. Boas (16, pag. 529) konstatiert gelegentliche Zipfelung der Kiemenfäden, ich habe sie nie gesehen. Kiemenkörper und Kiemenfäden sind recht pigmentreich, nur sind die Spitzen der Kiemenfäden und meist auch die von anderen verdeckten Kiemenfäden pigmentfrei.

II. Bei einem 25 cm langen Axolotl sehe ich einen oben abgerundeten, sich allmählich zuspitzenden, ungefähr pfriemenförmigen Kiemenkörper von 5 cm Länge, an dessen Unterfläche sich sehr zahlreiche, platte bis drehrunde Kiemenfäden von

1—2 cm Länge ansetzen. Es ist diese Form augenscheinlich weder Boas (16) noch Cope (40) zu Gesicht gekommen — doch scheinen die Axolotl, die Cuvier (42) und Home (86) vorlagen, derartige Kiemen besessen zu haben; sie zeigen offenbar nähere Verwandtschaft zu Typus I der Tritonkieme. Überhaupt scheint mir die Form sehr wechselnd, wie ja auch die Zeit der Existenz und damit die Ausbildung der Kieme sehr wechselt (vgl. auch Cope 40, pag. 49). Wenigstens berichtet Velasco uns von Amblystomen von 8—10 cm, während man in den Sammlungen vielfach 3—4mal so grosse Axolotl findet. Wahrscheinlich gehört die zuletzt beschriebene Form einem perennibranchiaten Axolotl an, wofür mir auch der dicke Kiemendeckel zu sprechen scheint. Die Kiemen der Larven der übrigen 12 (Cope 40) oder 21 (Strauch 188) nicht perennibranchiaten Amblystomen dürften verschiedene Zwischenstellungen zwischen dieser und der Tritonkieme einnehmen.

Das Epithel des Kiemenkörpers — eines 9 cm langen Siredon — zeigt dieselben Schichten, nur dicker, wie die Tritonkieme. Das Protoplasma der grossen Zellen ist stärker granuliert. Ausser der gewöhnlichen Arterie finden wir im Rücken der Kieme noch konstant eine und meist eine zwischen den Muskeln; zahlreiche Venen besonders am Rande, eine grössere an der Innenseite. Nach aussen von der Arterie liegt ein grösseres, höchstens durch dünne Bindegewebssepta in drei Teile zersprengtes Muskelbündel, an der Innenseite, parallel dem Rande sich hinziehend, 5—8 wechselnd grosse. Die Muskeln verlieren sich bei Beginn des letzten Viertels des Kiemenkörpers. Ein einheitlicher Nerv ist nicht vorhanden: man trifft an der Aussenseite meist einen, an der Innenseite 2—3 in der Nähe der Muskeln. Nerven und Muskeln gehen hier ebensowenig wie sonst irgendwo in die Kiemenfäden hinein. Das Epithel der Kiemenfäden ist ein- bis zweischichtig; auch Carrière (31, pag. 23) zweifelte an seiner Einschichtigkeit. An jeder Kante



befindet sich ein grösseres Gefäss, dazwischen pigmentreiches Bindegewebe mit zahlreichen Kapillaren.

Noch will ich erwähnen, dass der Axolotl zwei wohlentwickelte Kiemendeckel besitzt, die sich ventral vereinigen und deren Rand meist wie bei Salamander- und Tritonlarven eine dünne Membran ist, worauf schon Baird (85, pag. 122) als „a larval character“ aufmerksam machte (vergl. jedoch pag. 109).

Interessant und bezeichnend für die Neigung des Axolotl zum Larvenleben ist die Mitteilung des Frl. v. Chauvin (164), dass ein beinahe gänzlich umgewandelter Axolotl, ins Wasser zurückgebracht, wieder Kiemen bekam.

Wahrscheinlich verliert das *Siredon mexicanum* in seiner Heimat im Laufe des ersten Lebensjahres seine Kiemen, ebenso wie normalerweise die übrigen Salamandriden und nahe verwandte Amblystomalarven, z. B. *Siredon lichenoides* (nach Cope 40, pag. 83) und ebenso wie nach Dumérils Beobachtungen (49, pag. 383) die in der Gefangenschaft sich umwandelnden Exemplare. Ist es dann nicht umgewandelt, so bleibt es auf seiner primitiven Stufe stehen. Bei den Tieren in der Gefangenschaft finden wir oft das merkwürdige Verhältnis, dass sie entweder die Kiemen verlieren und sterile Amblystomen werden oder kimentragend bleiben, geschlechtsreif werden und sich fortpflanzen — beide physiologische Wachstumsvorgänge zu leisten, scheint ihnen in der Gefangenschaft wenigstens nicht möglich zu sein.

Ich möchte übrigens, trotz Velasco, den Axolotl als fakultativen Perennibranchiaten betrachten, denn es scheint mir einerseits sehr wahrscheinlich, dass das bei gefangenen Axolotln konstatierte Verhältnis: entweder Umwandlung im ersten Jahre oder lebenslange Fixierung des Larvenstadiums, auch in Mexiko besteht und andererseits höchst unwahrscheinlich, dass das Tier die bei in Mexiko gefangenen Axolotln konstatierte Länge von 20—25, ja selbst 30 cm in einem Jahre erreicht.

*Chondrotus tenebrosus.* (Fig. 23.)

Nach Copes Schilderung (40, pag. 31 und 114) und Abbildungen (pag. 24, Fig. IX) entspringt hier der Kiemenkörper nicht nur dorsal von den Kiemenspalten, sondern von der ganzen Länge der freien Visceralbogen; am meisten auf den Rücken scheint noch der Ursprung der dritten Kieme überzugreifen. Es wäre hier somit der Vorgang der Besetzung der Kiemenplatten durch die äusseren Kiemen, den wir bei Axolotl und Ichthyoden begonnen sehen, zu Ende geführt. Der Kiemenkörper zeichnet sich durch seine gegenüber seiner Länge beträchtliche Höhe aus. Die ganze hintere Kante ist dicht von vielen Reihen von Kiemenfäden besetzt. Weiterhin beschreibt Cope die Kiemen einer Larva from Simialmoo, Washington Territory, probably of a *Chondrotus* folgendermassen (40, pag. 31): „Septa bearing flat, thread-like fimbriae, which arise posteriorly and are often divided.“ Die Kieme würde nach der Beschreibung ungefähr einer gut entwickelten Sirenkieme gleichen.

Für eine grosse Anzahl von Salamandriden habe ich Mitteilungen über die Kiemen der Larven nicht ausfindig machen können. Von vielen sind ja offenbar die Larven nicht bekannt. Im allgemeinen dürfen wir wohl nach unseren bisherigen Kenntnissen annehmen, dass diese Kiemen dem Urtypus der Salamandridenkieme, dem der Tritonkieme, ziemlich nahe stehen. Nur zwei Momente haben sich als fähig erwiesen, diesen Typus wesentlich zu alterieren: eine beträchtliche Verlängerung des Larvenlebens — die Endprodukte der Einwirkung dieses Faktors werden wir noch bei den Ichthyoden kennen lernen — und die Existenz der Larve im Mutterleibe<sup>1)</sup>. In diesen Fällen haben wir allerdings auf beträchtliche Abweichungen des Kiementypus zu rechnen.

<sup>1)</sup> Eine ähnliche Einwirkung könnte auch eine etwaige längere Brutpflege haben.

### β) Ichthyoda.

Natürlich haben, seit man die Perennibranchiaten genauer kennen gelernt hat, die für sie charakteristischen Organe, die äusseren Kiemen, das Interesse der Forscher erregt. Aber durch die fischähnliche Gestalt der Tiere, die bleibenden Kiemenspalten und ähnliche mit den Fischen gemeinsame Eigenschaften liess man sich anfangs vielfach verleiten, die Kiemen als den Fischkiemen gleichend hinzustellen (Garden, Camper 42, pag. 184). Ellis erklärte sogar (54) die Kiemen selbst für geteilte Kiemen- deckel (54) und die Kiemenplatten für Kiemen — infolgedessen wurde z. B. Siren zeitweise den Aalen zugerechnet (42, pag. 172), bis Cuvier, auf die Gefässverzweigung sich stützend, ihre Homologie mit den äusseren Kiemen der Amphibienlarven nachwies (42, pag. 192 u. 196, cf. auch 166).

Man hat lange, meist — wie wir sahen, mit Unrecht — den Axolotl als ihrer Vertreter nehmend, über die systematische Stellung der Ichthyoden gestritten, hat, sie für Larvenstadien erklärend, sich lebhaft bemüht, die zugehörigen erwachsenen Tiere zu finden, und da man sie nicht fand, sie wenigstens postuliert. So hat Cope früher behauptet, dass *Menobranchus* nur die Larvenform von *Batrachoseps* sei (141, pag. 5), doch hat er diese Vermutung in seinem *Batrachia of North-America* nicht wieder vorgebracht.

Über einen 13 Jahre lang gefangen gehaltenen *Proteus* berichtete Ehrenberg in der Berliner Gesellschaft naturforschender Freunde (53) und konstatierte eine regelmässig fortschreitende, geringe, aber deutliche Verkleinerung der Kiemenbüschel, ja v. Schreibers und Leuckart (112, pag. 91) und weiterhin Frl. von Chauvin (34, pag. 357) haben ihm ein Landleben aufgezungen, wobei die Lungen eine beträchtliche Vergrösserung aufwiesen (110, pag. 262), aber ein Verschwinden der Kiemen oder

auch nur eine Reduktion auf blosse Stummel oder gar einen Verschluss der Kiemenspalten hat nie jemand beobachtet<sup>1)</sup>.

Ebenso hat *Siren lacertina*, die z. B. Pallas (137, pag. 438) ohne weiteres für eine Larve erklärte, sich trotz der guten Ausbildung ihrer Lunge (cf. 202) bisher noch nie in ein Lungentier umgewandelt.

So scheint es denn, dass die Ichthyoden weder in ihren natürlichen Lebensverhältnissen, noch unter den denkbar günstigsten, experimentell gesetzten äusseren Verhältnissen ihre Kiemen verlieren, dass sie also obligatorische Perennibranchiaten sind. Damit soll natürlich die heute wohl allgemein vorhandene Ansicht<sup>2)</sup> (cf. Boas 16, pag. 563) nicht bestritten werden, dass sie nur fixierte, vielfach sekundär veränderte und insbesondere auch in Bezug auf die Kiemen weiterentwickelte Larvenstadien mit konstanter Verlegung der Geschlechtsreife in das Larvenleben und Verlust der entwickelten Form darstellen — ein Zustand, zu dem uns die fakultativen Perennibranchiaten schon verschiedene Übergangsstufen gezeigt haben. Gemeinsam ist den Perennibranchiaten eine — nur vom Axolotl annähernd erreichte — Grösse und Ausbildung der Kiemen, eine Reduktion der Zahl der Kiemenspalten und, worauf bereits Rusconi (166, pag. 5) und Stannius (185 b, pag. 189) aufmerksam gemacht haben, ein dicker, plumper Kiemendeckel, gegenüber dem dünnen oder wenigstens in eine dünne Membran auslaufenden der Salamandriden und auch der Axolotl, soweit sie nicht

1) Ich bemerke, dass man diese Umwandlungsversuche bisher stets mit älteren Tieren vorgenommen hat. Am geeignetsten wären zweifellos Tiere in der letzten Hälfte des ersten Lebensjahres, deren Lungen besser entwickelt sind (110, pag. 264 Anm.), und deren Lebensalter der wahrscheinlichen Umwandlungszeit der Vorfahren dieser Tiere ungefähr entspräche (confer: Axolotl).

2) Die ersten, die diese Ansicht aussprachen, waren wohl Cuvier, der 1806 *Siren* als „une larve permanente“ (166, pag. 34) und Leukart, der den *Proteus* als „konstante Hemmungsbildung“ bezeichnete (110, pag. 262), während gleichzeitig Rusconi und Cuvier die vielfachen Übereinstimmungen mit den Larven der Salamander nachwiesen.



perennibranchiat sind (s. o.). Wie schon beim Axolotl, so finden wir auch hier ontogenetisch ein früheres Auftreten des Kiemenkörpers, sowie ein Übergreifen der Kiemen auf die Scheidewände der Kiemenspalten. Diese Scheidewände stellen sich im übrigen auch hier, wenn sie zwei Kiemenspalten begrenzen, als wohlentwickelte, glatte, membranöse Kiemenplatten dar.

*Menobranthus lateralis* (= *Necturus maculatus* Cope) (Fig. 25).

Im voraus will ich bemerken, dass alle mir vorliegenden Exemplare von *Menobranthus* zwei Kiemenspalten jederseits haben. Dasselbe konstatieren auch Boas (17, pag. 79) und Cope (40, pag. 25 und 28), während Claus (35, pag. 897 und 36, pag. 663), Hertwig (80) und Bronn-Hoffmann (27, pag. 675), jederseits vier finden. Die beiden Kiemenspalten entsprechen den beiden mittleren der Salamanderlarven. Die Kiemen gehören hier, wie überall, den drei ersten Visceralbogen zu. Der Ansatz der ersten Kieme greift noch auf die obere Hälfte der vorderen Begrenzung der ersten Kiemenspalte über, der Ansatz der zweiten auf das obere Drittel der freien Kiemenplatte, während der Ansatz der dritten sich direkt an die hintere Begrenzung der zweiten Kiemenspalte anschliesst.

Die vorderste Kieme ist die kleinste, 8—10 mm lang, die beiden hinteren 10—12 mm — bei Exemplaren von 25 cm Länge.

Die Kiemen stellen gewissermassen Hälften von sehr breiten und kurzen Federn dar. Ihr an der Basis 4—5 mm breiter, nach der Spitze zu sich rasch verschmälernder, gänzlich ungeteilter Halbschaft zeigt einen dünnen, geraden, bis schwach konkaven oberen und einen ca. 2 mm dicken, beinahe halbkreisförmig konvexen unteren Rand. Auf dem Kiemenkörper sieht man ein ziemlich dichtes Pigmentnetz.

Der untere Rand, sowie die benachbarten Partien der Vorder- und Hinterseite sind dicht mit vielfach gewundenen, Wollfäden

ähnlichen Anhängen besetzt. Dieselben sind an der Basis des Kiemenschaftes am längsten — 6—7 mm lang — und werden nach der Spitze zu kürzer, bis zu 2 mm. Die einzelnen Fädchen sind platt; annähernd  $\frac{1}{2}$  mm breit, 0,1 dick, an den Enden abgerundet. Auch die Kiemenfäden sind stark pigmentiert — an den Enden weniger oder gar nicht.

Die Dichtigkeit des Fädchenbesatzes ist an der vorderen Kieme am geringsten. Die Kiemenfäden greifen bei der vordersten Kieme mehr auf die Vorderfläche, bei der hintersten mehr auf die Hinterfläche über, während sie sich an der mittleren gleichmässig auf beide Flächen erstrecken.

Es ist unschwer, diese Form der Kiemen auf Typus I der Tritonkieme zurückzuführen — nur die enorme Vermehrung der Kiemenfäden, ihr eigentümlich wolliges Aussehen und die Ausdehnung ihres Ansatzgebietes bewirkt den auffallenden Unterschied im Aussehen.

Der Kiemenkörper besitzt an der Spitze ein mehrschichtiges Epithel von platten bis langgestreckten Zellen; mehr am Ursprung eine dünnere Schicht platter Zellen und darunter eine Schicht grosser, monoacinöser Drüsen; unter dem Epithel eine dicke, aus zellarmem Bindegewebe bestehende Grenzlamelle. Die Anordnung und Zahl der Gefässe, Muskeln, Nerven ist wie beim Axolotl. Das sehr zellreiche Bindegewebe zeigt viele elastische Fasern. Das gelbbraune Pigment liegt nicht um die Gefässe herum, sondern unter dem Epithel.

Die Kiemenfäden wie bei Axolotl.

Von *Necturus punctatus* meldet uns Cope (40, pag. 28), dass die Kiemenkörper länger und zugespitzter seien, doch sei dieser Unterschied kein konstanter. Nach seinen Abbildungen (pag. 27, meine Fig. 26.) scheinen auch die Kiemenfäden kürzer und weniger zahlreich zu sein als bei *Necturus maculatus*.

*Proteus anguinus.* (Fig. 27.)

Beim *Proteus*, der — mit allgemeiner Zustimmung — zwei Kiemenspalten besitzt, sitzen die Kiemen am oberen Ende der drei ersten Kiemenbogen und greifen wenigstens mit einzelnen Fäden oder Papillen auf die Begrenzungen der Kiemenspalten über. Aus Wiedersheims Abbildungen (205, Fig. 6 und 7) ersehe ich, dass auch beim *Proteus* der Kiemenkörper, wie beim *Axolotl*, früher auftritt als bei den übrigen Salamandriden — eine wohl auch den übrigen Ichthyoden zukommende Eigentümlichkeit.

Von allen bisher besprochenen Kiemen unterscheidet sich die Kieme von *Proteus* dadurch, dass ihr Körper nicht einfach, sondern verzweigt ist — und zwar entweder die beiden unteren Kanten, wenn der Kiemenkörper mehr keilförmig, oder die obere und die untere, wenn er mehr platt ist, was namentlich bei den hintersten Kiemen fast stets der Fall ist — in der Regel nur einfach verzweigt, manchmal jedoch doppelt, also Äste, seltener auch Zweige besitzt. Die Verzweigungen beginnen einige mm vom Ursprung entfernt, wechseln jedoch in ihrer Zahl, mehr noch in ihren Grössenverhältnissen zum Hauptstamm, meist sind sie beträchtlich dünner, schmaler als der ziemlich dünne Kiemenkörper, der übrigens eine nach oben konkave Krümmung zeigt. Die Zahl der Äste steigt, wie ich aus Abbildungen ersehe (z. B. 166, pl. I), vielfach auf 8—10, doch ist die untere Kante bevorzugt. Es sind bei meinen sämtlichen Exemplaren — sie sind alle ungefähr 20 cm lang — die vordersten Kiemen die kleinsten, 4 mm lang; die beiden hinteren — untereinander an Grösse wechselnd — 6—7 mm; Stannius fand die hintersten am kürzesten (185 b, pag. 199), während Schreibers Angaben darüber (175) mit meinen übereinstimmen.

Die Kiemenfäden sitzen sowohl am Stamme wie an den Ästen und Zweigen an der ganzen unteren, inneren Fläche so-

wie an den Kanten. Sie sind an der Basis des Kiemenkörpers circa 2 mm lang und werden nach der Peripherie hin kürzer bis zu 1 mm. Sie sind platt, einem stiellosten, breit sich ansetzenden, gegen das Ende hin sich etwas verbreiternden, abgerundet endenden Blatte gleich, (Rusconi nennt sie birnenförmig 163, pag. 76),  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  so breit als lang. Die Blätter sitzen in dichten, unregelmässigen Reihen und kehren in der Richtung von vorn nach hinten einander im allgemeinen die Flächen zu, so dass ein Bild wie von einer grossen Anzahl hinter einander gelegter Fächer entsteht. Die ganze Kieme ist pigmentarm — nur hie und da zeigen sich an den Rändern der grösseren Zweige sowie der Endblätter dunkle Flecke.

Der Kiemenkörper besitzt ein dickes Epithel, aussen mehr platt, dann cylindrisch, das weder Leydigsche Zellen noch Drüsen besitzt. Die Grenzlamelle besteht fast ganz aus elastischem Gewebe, darunter befindet sich reichliches Pigment.

Der noch ungeteilte Kiemenkörper besitzt zwei grosse Arterien und daneben 6—8 Venen. Sowohl vor wie nach der Teilung ist der Kiemenkörper fast ganz von den Gefässen erfüllt, daneben besteht nur wenig ziemlich zellreiches Bindegewebe mit elastischen Fasern. Einen Knorpel, den Leydig (114, pag. 381) darin gefunden zu haben glaubte, oder gar einen Knochen, wie ihn Steinheim erwähnt (187, pag. 24), habe ich, wie auch schon Fischer (57, pag. 17), nie gesehen.

Die Muskeln zeigen nur an der Basis des Kiemenkörpers eine beträchtlichere Entwicklung, verjüngen sich bald und sind nur als dünne Bündel eine ganz kurze Strecke weit in die drei Arme hinein zu verfolgen. Neben den Muskeln finden wir eine Anzahl kleiner Nervenstämme.

Die Kiemenfäden zeigen zwischen den beiden Randgefässen zahlreiche Kapillaren und wenig Bindegewebe. Wenn Bronn-C. Hoffmann (27, pag. 572) schreibt: „Die Bildung kapillarer



Netze kommt in den Kiemenblättchen nicht vor“, so trifft das also wenigstens für die voll entwickelte Kieme nicht zu. Die Kieme ist aus der Tritonkieme, Typus II, durch Zerteilung hauptsächlich der unteren Kante des Kiemenkörpers und Vermehrung der Kiemenfäden entstanden zu denken.

Bei seinen sieben Proteusarten will Fitzinger auch konstante Verschiedenheiten der Kiemen gefunden haben, die aber wenig prägnant sind: verschiedene Länge des ungeteilten Kiemenkörpers, verschieden weit gehende Verästelung etc. (99, pag. 272 und 273. Einige Abbildg. s. 22. Pl. II. Figg. 5–7).

Wir haben schon oben gesehen, dass die Versuche, den Proteus durch Gewöhnung an ein Landleben zum Verlust der Kiemen und zur Annahme des „vollkommenen Zustandes“ zu zwingen, erfolglos geblieben sind. Dagegen ist es Fräulein von Chauvin dadurch, dass sie einen Proteus sechs Monate lang in gekochtem, d. h. gasfreiem oder wenigstens gasarmem Wasser hielt, gelungen, den Kiemen die Wasseratmung abzugewöhnen, und als das Tier dann freiwillig ans Land ging, gewannen die Kiemen ihre frühere rote Farbe wieder — schienen sich also der Luftatmung anzupassen (34). Übrigens behaupten auch die Krainer Grottenführer, dass der Proteus gelegentlich an Land gehe (174, pag. 13).

#### Siren lacertina.

Man sollte denken, dass dieser grösste Ichthyode — Siren lacertina wird bis zu 80 cm lang — auch die grössten Kiemen haben müsse, findet sich aber regelmässig enttäuscht, denn die bestentwickelten Sirenkiemen erreichen an Länge kaum die Menobranchuskiemen und stehen ihnen an Zahl der Kiemenfäden entschieden nach; und die schlechtest entwickelten sind beträchtlich kleiner und zeigen nur eine geringe Anzahl dieser Anhänge.

Die Kiemen nehmen an Grösse von vorn nach hinten zu bis zu 2 cm, ihr Ansatz und das Übergreifen auf die Kiemen-

platten ist hier wie bei *Proteus* — mit den Unterschieden natürlich, die das Vorhandensein dreier Kiemenspalten mit sich bringt.

I. (Fig. 28.) Bei einer gut ausgebildeten Kieme ist der Kiemenkörper stets doppelt verzweigt und zwar in der Weise, dass sich an die beiden unteren Kanten des eine plumpe dreikantige Pyramide darstellenden Kiemenkörpers 6—8 lange Äste, anfangs kurz, in der Mitte länger, am Ende meist wieder kürzer, ansetzen, die dann ihrerseits eine Anzahl kürzerer Zweige treiben. Die Kiemenfäden sind fadenförmig und setzen sich unregelmässig und wenig zahlreich an Stämmen, Ästen und Zweigen an. Oft ist der Kiemenkörper der letzten Kieme mehr platt, so dass die Verzweigungen nach oben gerichtet sind.

II. (Fig. 29.) An einem anderen etwas kleineren Exemplare finde ich die Kiemen als kurze, dicke, fleischige, annähernd dreikantige Prominenzen von 6—8 mm Länge, deren beide untere Kanten plumpe, lappige, meist einheitliche, manchmal noch etwas gespaltene Fortsätze zeigen. Diese Papillen und die dazwischen liegende Fläche, die nur ausnahmsweise noch eine solche papillenförmige Prominenz zeigt, sind wenig dicht mit feinen, braunen, gewundenen und in einander geschlungenen kurzen, unverzweigten Fädchen besetzt.

Die Reduktion der Kiemen scheint noch weiter zu gehen; denn Cope fand (38, pag. 1227 und 40, pag. 224), dass bei jungen Tieren die äusseren Kiemen von der Haut ganz und gar überzogen und auf diese Weise funktionslos werden. Hernach treten sie in einem älteren Stadium wieder in Funktion. Er hält deshalb dafür, dass die Vorfahren von Siren Landbewohner gewesen wären wie die Salamandriden, dass sie aber später wiederum ein Leben im Wasser annahmen, und von neuem ihre Kiemen als Atmungsorgane zu benutzen anfangen.

Doch scheinen alle diese Verhältnisse wenig klar und sicher gestellt — vielleicht meint der Verfasser mit den überhäuteten

Kiemen nur die zuletzt beschriebene Form, was mir durch die Abbildungen von Ellis (54) — dessen junges Tier meine Kiemenform II, dessen altes die Form I zeigt — bestätigt zu werden scheint.

Auch lebt Siren, wie schon Ellis (54) berichtet, gar nicht im Wasser, sondern im Schlamm der Moräste und Sumpfufer, so dass vielleicht auch hier die Kiemen Luftatmungsorgane geworden sind.

Dass die Kiemenatmung nicht Existenzbedingung für das Tier ist, beweist jedenfalls der Umstand, dass einmal eine *Siren lacertina* zwei Monate lang ohne Kiemen existierte (40, pag. 228). Die Haut-, Schlund- und Lungenatmung führen ihm genug Sauerstoff zu.

Zur mikroskopischen Untersuchung stehen mir nur Kiemen der zweiten Form zur Verfügung: die Verhältnisse sind, abgesehen von der schon makroskopisch konstatierten geringen Zahl und Ausbildung der Kiemenfäden, ganz analog den bisher beschriebenen Kiemen, nur zeigt der Kiemenkörper eine viel beträchtlichere Ausbildung des Bindegewebes, die für diese Form der Kiemen charakteristisch sein dürfte.

*Pseudobranchus striatus*. (Fig. 30.)

(*Siren striata*.)

Dieser nahe Verwandte der *Siren lacertina*, der sich aber durch den Besitz von drei Zehen und nur einer, zwischen dem zweiten und dritten Visceralbogen gelegenen Kiemenspalte von ihr unterscheidet, hat Kiemen, die der oben beschriebenen zweiten Form der Sirenkieme noch an Ausbildung nachstehen. Der allgemeine Habitus ist derselbe, aber es zeigt nach Cope's Schilderung und Zeichnung (40, pag. 230 f.) nur die Aussenkante der unteren Fläche Fortsätze resp. Einkerbungen. Die gleiche zeitweise Überwachsung und Funktionslosigkeit, wie bei *Siren lacertina*, soll nach Cope auch hier statthaben (40, pag. 224).

## 2. Anura.

Die äusseren Kiemen der Anuren fanden zuerst Beachtung, als man, aus Anlass der Streitigkeiten über die Entwicklung der Tiere, begann, die Befruchtung und Weiterentwicklung eines Eies genau zu verfolgen. Die ersten, die dies beim Frosche und zwar gleich mit bewunderungswürdiger Gründlichkeit und Einsicht in die Bedeutung der Vorgänge thaten, waren Swammerdam (189 vol. II, pag. 815, Tab. 48, Fig. 12) und Rösel (160), die dabei natürlich auch die äusseren Kiemen bemerkten. Doch nahm Swammerdam sie für Schwimmorgane und Rösel äusserte sich über sie mehrfach recht zweifelhaft (pag. 8, 46, 77), trotzdem er sie einmal (bei *Hyla* pag. 58) „zum Luftholen bestimmten Röhrlein“ ähnlich findet. Auch später hat sie noch Spallanzani (183) als Flossen bezeichnet, Dujardin und Pontallié (152, pag. 248) haben sie als Schwimmorgane aufgefasst — weiterhin finden wir noch recht vielfache Verwechslungen mit den inneren Kiemen, falsche Vorstellungen über die Verwandlung der einen in die andern (z. B. 50, pag. 238) — im allgemeinen war man bei Beginn dieses Jahrhunderts über ihre Bedeutung klar (Steinheim (1820, 187, pag. 18) erwähnt bereits als etwas allbekanntes, dass sie Respirationswerkzeuge seien) und grenzte sie auch scharf gegen die inneren Kiemen ab (cf. 152, pag. 249 und 200). Aber nur wenige haben es unternommen, die Entwicklung der verschiedenen Batrachier vom Ei an zu verfolgen: nur bei Leydig (118) und Héron-Royer (75—78) finden wir einige uns interessierende Bemerkungen, und bei Arten, deren Brutpflege auffiel, hat man wohl auch den kiementragenden Jungen einige Aufmerksamkeit geschenkt (*Alytes*, *Nototrema*), so dass unsere Kenntnis der äusseren Kiemen der Anuren noch heute eine wenig umfassende ist. Die Neotenielitteratur hat dazu keine Beiträge geliefert; die Neotenie bezieht sich nur auf das Monate dauernde Stadium innerer Kiemen, nicht auf das höchstens wenige Tage dauernde der äusseren.



Wegen der kurzen Zeit des Bestandes dieser Organe sind auch manche Beobachtungen über Entwicklung von Fröschen nicht einwandfrei — ein Ausflug, eine Reise hat die Beobachtung unterbrochen: wir dürfen dann ein „konstatirtes“ Fehlen der äusseren Kiemen nicht für bewiesen halten.

*Rana temporaria.* (Fig. 31.)

Unser brauner Grasfrosch mag uns als Paradigma für die Anurengruppe dienen. Er verdient diese Repräsentantenstellung, hat er doch passiv auch für die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte unendlich viel geleistet; er ist daher auch am besten bekannt.

Die erste Anlage der äusseren Kiemen zeigt sich, wenn auch nicht vor Durchbruch der Kiemenspalten (K. E. v. Baer, 4, pag. 225) so doch, bevor ihre Ränder auseinander klaffen (Maurer, 122, pag. 33) und zwar, wie zuerst Naue (132) hervorgehoben, nicht in Form eines einfachen Wulstes, aus dem durch Dreiteilung drei Kiemen sich bildeten (K. E. v. Baer und viele spätere z. B. Huschke 88, pag. 616), sondern es erscheint zuerst als buckelige Hervorwölbung die Anlage der ersten Kieme, einen Tag später, wenn diese schon gewachsen, die Anlage der zweiten und dann die der dritten.

Durch Ramifikation nach unten und innen hin — nie nach zwei entgegengesetzten Richtungen! — erhält die Kieme ihre charakteristische Geweihform. Die beiden ersten Kiemen erhalten allmählich 6, 8, ja 12 in der überwiegenden Mehrzahl nach hinten und unten gerichtete Äste, nur einer oder zwei sind nach hinten und etwas nach oben gerichtet, doch entspringen auch diese nicht von der oberen Kante, sondern mehr von hinten unten. Die hinterste Kieme bleibt gewöhnlich unverzweigt, kolbenförmig, doch gabelt sie sich gelegentlich. Niemals treiben die Äste ihrerseits wieder Fortsätze — es bleibt auch bei den entwickeltsten Kiemen bei dieser einfachen Verzweigung. Die

beiden ersten Kiemen sind bei 10 mm langen Larven 1—2 mm lang, die letzte ist kaum  $\frac{1}{3}$  so lang. Auch nach Durchbruch der Kiemenspalten stehen die Kiemen über diesen, nicht auf der Mitte der Kiemenbogen, wie sie Ecker zeichnet (52).

Die Basis jeder Kieme ist etwas verbreitert und mit der der benachbarten Kieme etwas verwachsen, so dass die Kiemen später auf einem gemeinsamen Wulste zu stehen scheinen. Jede folgende Kieme steht auch etwas mehr dorsal als die vorhergehende. Abgesehen von der basalen Verbreiterung ist der Stamm der Kieme nur unwesentlich stärker als die Äste. Die Äste sind wenig oder gar nicht abgeplattet, in ihrer ganzen Länge gleich dick, nur gegen das abgerundete Ende zu hie und da kolbig aufgetrieben. Die Farbe der Kieme ist dunkel braunschwarz, wie die des Gesamtkörpers des Tieres.

Nachdem die Kiemen so einige Tage lang bestanden haben, verkleinern sie sich etwas, während der Kiemendeckel langsam nach hinten wächst, schauen noch eine Zeit lang aus der engen Spalte zwischen Körper und Kiemendeckel heraus und werden erst rechts, 1—2 Tage später auch links, vom Kiemendeckel überwachsen. Im Inneren des Kiemensackes bilden sie noch kurze Zeit eine formlose Masse, dann verschwinden sie spurlos durch Resorption. Für die Zeit der Existenz der inneren Kiemen bleibt beim Frosch ein Kiemenloch (Spirakulum) links. Dieses Kiemenloch liegt bei *Rana* wie bei den meisten Anuren links (Laevogyriniden), bei *Alytes*, *Bombinator*, *Discoglossus* in der Mitte (Mediogyriniden), bei *Pipa* und *Dactylethra* existieren zwei symmetrische (Amphigyriniden) (cf. 20). Die Stellung des Kiemenloches ist namentlich von Lataste als systematisches Unterscheidungsmerkmal der Larven mit inneren Kiemen verwertet worden.

Bei mikroskopischer Betrachtung eines frischen Kiemenfadens sieht man ihn von einer grossen Anzahl von Büscheln von Flimmerhaaren, die auf etwas prominenten Zellen stehen, be-

kleidet. Leydig (116, pag. 113) sah ausser den Büscheln noch andere, äusserst feine Flimmerhaare — ich habe sie auch mit Immersion nicht sehen können. Das ziemlich dicke Epithel scheint mir aus einer Schicht kubischer Zellen zu bestehen, die Beurteilung ist durch die sehr starke Pigmentierung sehr erschwert. Im Inneren sehen wir einen feinen, aus gallertigem Bindegewebe bestehenden Achsenstrahl; zwischen ihm und dem Epithel die Schlinge eines ziemlich weiten Gefässes. Der Kiemenstamm zeigt nur etwas weitere Gefässe, sein ebenfalls mit Flimmerhaaren versehenes Epithel ist nicht dicker als das der Kiemenfäden.

Ebenso wie bei den Urodelenkiemen liegt stets das arterielle Gefäss ventral, das venöse dorsal. Betreffs des Verhaltens der primären Gefässe des Visceralbogens bestehen einige Differenzen: ich verweise in dieser Hinsicht auf die eingehenden Monographien von Maurer (122), Marshal und Bles (119). Wichtig ist für uns nur, dass auch die Gefässverhältnisse „ein Stadium“ zeigen, „wo die äusseren Kiemen der Anurenlarven übereinstimmen mit den äusseren Kiemen der Urodelen“ (122, pag. 12), wie wir ja auch in der Ontogenese der Urodelenkieme ein der Anurenkieme ähnliches Stadium wiederfanden. Es ist somit die Homologie dieser Organe vollkommen bewiesen. Manchen Autoren z. B. Pontallié (152, pag. 248) scheint gegen diese Annahme hauptsächlich die Grössendifferenz gesprochen zu haben. Ich glaube, es ist nicht gewagt, zu behaupten, dass die Oberfläche einer Froschkieme im Verhältnis zum Volumen der Larve mindestens eben so gross ist, wie die respiratorische Oberfläche der Tritonkieme im Verhältnis zum Volumen der Tritonlarve.

Ausser diesen dorsalen äusseren Kiemen bestehen nach Goette (63, pag. 677) bei *Bombinator igneus* und damit wohl seiner Meinung nach bei allen Anuren noch mediale Aussenkiemen, die, wie es scheint, nur Huschke (88, pag. 619) und vielleicht auch K. E. v. Baer (4, pag. 127) ausser ihm bisher

gesehen haben. Er berichtet wörtlich folgendes: „Nachdem die Kiemendeckel vollendet, beginnen die in dem engen Kiemensacke eingeschlossenen Kiemenfransen zu atrophieren; dafür wachsen aber an den bis dahin freien, medialen Abschnitten der Kiemenspaltränder neue und zwar verzweigte Kiemenfransen nach aussen hervor, welche kürzer als die ersten sind, aber dichter und nach Ausdehnung der ganzen Spalten in längeren Reihen stehen. Da jeder Rand eine Kiemenreihe trägt, so besitzen der erste und vierte Kiemenbogen je eine, der zweite und dritte zwei Reihen. Ich bezeichne diese neuen Kiemen zum Unterschiede von den ersten, am lateralen oder oberen Ende jedes Kiemenbogens entspringenden als die medialen; diese beiden Gruppen sind aber nach ihrem Ursprunge an der von der Oberhaut überzogenen Aussenseite der Kiemenbögen durchaus gleichwertige Bildungen und können daher ohne Rücksicht darauf, ob sie vom Kiemendeckel stets verdeckt werden oder nicht, um so mehr gleicherweise Aussenkiemen genannt werden, als die Anurenlarven noch eine ganz andere Art von Kiemen besitzen, welche weder an der Aussenseite des Körpers entstehen, noch an dieselbe hervortreten. Diese Innenkiemen entwickeln sich nämlich an den einander zugekehrten, vom Darmblatte überzogenen Flächen einiger Schlundfalten.“ Ich habe den letzten Satz mit aufgenommen, um zu zeigen, dass Maurer (122, pag. 33) sich im Irrtum befindet, wenn er behauptet, Goette habe die inneren Anurenkiemen als ektodermale aufgefasst.

Auch mir ist es trotz mehrfacher, lebhafter Bemühungen nicht gelungen, mir diese Gebilde makroskopisch oder mikroskopisch zur Anschauung zu bringen — vielleicht existieren sie ebenfalls nur kurze Zeit und ich habe nicht die richtigen Entwicklungsstadien benutzt. Wenn Goettes Beschreibung zutrifft, so handelt es sich um Differenzierungsprodukte der Kiemenplatten, völlig homolog denen, die wir bei den Urodelen — am ausgeprägtesten bei den Ichthyoden — kennen gelernt haben.



*Rana esculenta.*

Leider ist es mir nicht gelungen, Laich von *Rana esculenta* zu finden — ich muss mich daher darauf beschränken, die litterarischen Angaben über die Kiemen mitzutheilen. Rösel (160) erwähnt nur (pag. 58), dass sie kürzer sind als beim Erdfrosch und weniger Äste haben. Ebenso Leydig (118, pag. 107). Rusconi giebt zwar in seinem Texte keine Zahl der Kiemen an (165), zeichnet jedoch stets nur zwei Kiemen und auch nur zwei sekundäre Kiemenarterien. Weinland (198, Nachschrift) behauptet, dass die Larve vom grünen Wasserfrosch nur zwei Kiemen habe. Jedoch geben Reichert (156) und Naue (132) die Larven beider Arten bei ihren Arbeiten benutzt haben, keinen Unterschied der Zahl der Kiemen an und Maurer (122, pag. 6 cf. auch pag. 11) hat bei Larven von *Rana esculenta* drei Kiemen, die dritte „noch“ einfach fingerförmig, wie er bemerkt, gesehen. Jedenfalls erscheint die dritte Kieme ziemlich spät und dürfte vielleicht hie und da gänzlich fehlen. Die Kiemen sind, wie der Gesamtkörper, pigmentärmer als bei *Rana temporaria*.

Wenn schon die Kiemen von *Rana esculenta* gegenüber denen von *Rana temporaria* wahrscheinlich geringer entwickelt sind, so sind sie bei *Rana agilis* allem Anschein nach viel mehr reduziert. Héron-Royer berichtet darüber (78, pag. 686): „*Rana agilis* ne présente à la même place que trois à quatre petites branches, ayant un peu l'apparence de tubes ou de longs doigts blanchâtres“. Hie und da seien diese Fortsätze gespalten.

Die Larven von *Cystignathus ocellatus* (*Rana ocellata*) haben nach Hensel (73, p. 124 über das Biologische cf. 74) grosse Ähnlichkeit mit denen der *Rana esculenta*.

*Cystignathus mystaceus* (= *Rana mystacea* Spix) (74, pag. 109) hat fahlgelbe Larven mit äusseren Kiemen und lebt wenigstens während des Larvenlebens eine Zeit lang in einem von der Mutter abgesonderten weissen zähen Schaume.

Schliesslich berichtet uns Gundlach (149, pag. 709) das Vorhandensein von Kiemen bei *Cystignathus typhonius*.

*Chiromantis guineensis* gleicht dem *Cystignathus mystacinus* völlig in seiner Brutpflege (147) und auch in seiner Kiemenbildung (pag. 204), die uns auch durch Boulenger (93, pag. 463) bezeugt wird.

Wahrscheinlich schliesst sich hier auch *Paludicola gracilis* an, für die die gleiche Art der Eiablage feststeht (73).

Die Entwicklung von *Pelodytes punctatus* hat Héron-Royer (75) beschrieben, ohne im Text mehr als die Existenz der Kiemen zu melden. Nach einer seiner Abbildungen (Pl. XI Fig. 17) scheinen die Larven drei ungeteilte Kiemen zu besitzen.

Während Lataste (106) nur das Verschwinden der Kiemen von *Discoglossus* erwähnt, vermerkt sie Héron-Royer (77) wenigstens im Text, wenn auch ohne nähere Angaben, und zeichnet sie, freilich wahrscheinlich falsch. Die Zeichnung (Taf. XIV Fig. 8) zeigt eine sechsstrahlige, fingerförmig verzweigte Kieme — es wäre dies im Anurenreich der einzige Fall einer symmetrischen Verzweigung der Kieme — ehe diese Abnormität nicht mindestens im Text ausdrücklich bezeugt wird, bin ich wohl berechtigt, einen Fehler der Zeichnung anzunehmen.

Die Larve von *Pelobates fuscus* hat nach Rösel zwei Paare Kiemen mit drei bis vier Ästen (160, Taf. XVIII).

Ebenso besitzt nach ihm die „blatterichte Landkröte mit roten Augen“ (*Bomb. igneus*) zwei kurze Stämme mit 5–6 fingerförmigen Ästen, während Goette von den Kiemen berichtet: „sie stehen büschelweise, sind am ersten Kiemenbogen am längsten und nehmen bis zum dritten an Länge ab (63, pag. 676).

Diese dritte kleinste ist von früheren Beobachtungen vielleicht auch bei anderen Larven übersehen worden.

Bei *Alytes* besteht nur eine Kieme und zwar am ersten posthyoidalen Kiemenbogen. Doch sieht man auch an den beiden anderen Kiemenbögen geringe Prominenzen, die man

wohl als rudimentäre Anlagen äusserer Kiemen zu deuten berechtigt ist (so auch 196, Fig. XIII). Die Kieme zeigt den Geweih-typus (Fig. 32) wie die Ranakieme, ist nicht „flächenartig ausgebreitet“, wie es Sarasin (170, pag. 31) behauptet. Aber während die Ranakieme in der Regel sieben Äste hat, hat die Alyteskieme 8—12, und diese sind noch beträchtlich länger als bei Rana und ausnahmslos nach unten gerichtet. (Die Abbildungen von Héron-Royer (76) sind, soweit sie die Kiemen betreffen, sicherlich falsch.)

Von dem Flimmerepithel meldet uns Vogt (196, pag. 61): „Die Flimmerhaare sind so ausserordentlich fein, wie ich sie noch bei keinem anderen Epithelium erblickt habe, und es hält äusserst schwer, sie anders als durch die von ihnen bewirkte Strömung zu erkennen.“ Das mikroskopische Bild unterscheidet sich dadurch wesentlich von dem der Ranakieme, dass wir hier ein ganz dünnes, plattes, einschichtiges Epithel haben — nur an der Basis ist es deutlich kubisch und zweischichtig. Auf die Deutung dieses Befundes will ich später zu sprechen kommen.

Alytes verliert seine äusseren Kiemen — nach Vogt (196) durch „brandige Abstossung“, was ich bezweifeln möchte — vor Beginn des freien Lebens im Wasser; ihre Funktion dürfte also dieselbe wie die der Ichthyophiskieme sein, wobei die Wasserresorption durch die gelegentliche Befeuchtung der Eier — nach Lataste (105) geht das Alytesmännchen mehrfach mit dem Laich ins Wasser — gesichert ist. Eine Resorption von Nährstoffen dürfte höchstens aus der das Ei umgebenden Gallerte stattfinden — eine Resorption etwaiger Sekrete des Brutpflegenden Männchens ist auszuschliessen, da die Eier auch ohne das Männchen, gelegentlich befeuchtet, sich in gleicher Weise entwickeln (Lataste 105).

Bei Bufo bestehen, wie schon Spallanzani gesehen zu haben scheint (183, Taf. II Fig. 15), drei Kiemen. Die erste hat 6—9, die folgende 4—8 Äste, die dritte ist, soweit ich sehe, stets unverzweigt. Alles übrige wie bei Rana.

Über Larven von *Rhinoderma Darwinii* meldet uns Spengel (184, pag. 501): „Bei keiner von denjenigen, welche dem Eizustande noch am nächsten standen, habe ich Spuren von äusseren Kiemen entdecken können, worin sie den Kaulquappen von *Nototrema marsupiatum* gleichen in dem Augenblicke, wo diese die Rückentasche des Weibchens, in der sie bisher gelegen hatten, verlassen“. Diese Bemerkung, zusammen mit dem angegebenen Längsmasse (8 mm) lässt es nicht ausgeschlossen erscheinen, dass Spengel nicht genügend junge Stadien vorgelegen haben, z. B. haben meine Larven von *Rana temporaria* mit 8 mm teilweise ihre Kiemen verloren, auch wäre anzunehmen, dass im Falle des Mangels äusserer Kiemen andere Bildungen deren Funktion übernommen hätten, von denen aber wiederum Spengel nichts meldet — es ist also m. E. das Fehlen äusserer Kiemen bei *Rhinoderma* noch nicht sicher festgestellt.

Bei *Hyla arborea* zeichnet Rösel (160, Tab. X, Fig. 28) jederseits einen, direkt nach hinten gerichteten ungeteilten Fortsatz: „der mehr einem zum Luftholen bestimmten Röhrlein als einem solchen gefransten Anhange gleiche, dergleichen wir bei dem Wurm des Grasfrosches gesehen haben“ (pag. 46). Doch wird von Weinland (198, Nachschrift) bezweifelt, dass die Kiemen keine weitere Ausbildung erfahren. Auch zeichnet Spallanzani (183, Taf. I Fig. 8) jederseits drei Fädchen, die man sowohl mit Leydig (118, pag. 98 Anm.) für ein dreifädiges Kiemenbüschel, als auch für drei ungeteilte Kiemen halten könnte. An Hinckleys Zeichnungen ist wiederum jederseits nur ein Fortsatz erkennbar, — im Text findet sich keine nähere Angabe (81). Dagegen meldet uns Héron-Royer über die beiden europäischen *Hyla*-Arten (78, pag. 687): „*Hyla barytonus* ne montre à l'endroit des branchies qu'un gros tronc large et subitement rétréci à son extrémité (Fig. VI); la longueur de ce moignon branchial équivaut au plus à une fois et demie sa largeur, prise dans la partie moyenne. Chez *Hyla arborea* nous trouvons à la même place deux ou trois



troncs plus longs que chez l'espèce précédente; le plus gros est généralement fourchu (Fig. VII). Gern hätte ich wenigstens diese einfachen Verhältnisse definitiv aufgeklärt, aber es ist mir nicht gelungen, Laich von *Hyla* zu erhalten — vielleicht entschliesst sich einmal ein Besitzer eines Laubfroschpärchens, die Kiemenentwicklung mit der Lupe zu beobachten und darüber Mitteilung zu machen.

Bei *Nototrema oviferum* Gthr. (= *Notodelphys ovifera* Weinland) sind die Kiemen (Fig. 33) der in der Rückenhaut der Mutter lebenden Larven ganz eigenartig; ich will den Bericht Weinlands (198) darüber (pag. 45 ff.) mit geringen Kürzungen hier wiedergeben: „Im Nacken des Embryo oder bei andern Exemplaren dem Rücken desselben entlang, lagen zwei zusammengefaltete Hautstücke. Man konnte sie für Fetzen der Dotterhaut halten, aber wenn man sie behutsam aufhob, fand sich, dass jedes durch zwei feine, ziemlich lange Stränge, die am Ursprung vom Kiemendeckel verdeckt waren, an den beiden ersten freien Kiemenbogen befestigt war.“ Wahrscheinlich doch, wie stets, am dorsalen Ende derselben, nicht, wie sie Weinland zeichnet, an der Mitte der freien Kiemenbogen. „Liess man nun das Ganze frei im Wasser schwimmen, dann lösten sich die beiden Hautstücke erst in etwas gefaltete Scheiben und dann in schöne, trichterförmige Hautausbreitungen auf. Diese sind zweimal so breit als hoch, ihre obere Mündung hat einen Durchmesser, der drei Viertel von dem des ganzen Eies beträgt und der die Länge ihrer Stränge noch um einige Millimeter übertrifft. Der Form nach möchte ich diese merkwürdigen Bildungen am liebsten mit einer Windenblüte vergleichen. Wir können sie Kiemenumbrellen oder auch Kiemenglocken nennen. Weitere Aufschlüsse gab das Mikroskop. Jeder der beiden  $\frac{1}{3}$  mm dicken Stränge ist ein Schlauch, der zwei Gefässe enthält, die in den Kiemenglocken sich verzweigen und in ein dichtes Kapillaren-

netz sich auflösen. Der Schlauch für sich besteht aus denselben, schwach konturierten, aber häufig noch mit Kernen versehenen polygonalen Zellen, welche als Epidermis zu der ganzen allgemeinen Bedeckung des Embryos gehören und welche ferner auch die Glockenhaut zusammensetzen. An jedem Schlauch verlaufen seiner ganzen Länge nach breite Streifen quergestreifter Muskelprimitivbündel. Dieselben liegen konstant in der Mittellinie des Stranges, das heisst da, wo die beiden im Innern verlaufenden Gefässe sich mit ihren Wandungen berühren. Gegen die Glocken hin werden sie seltener und, wo die Stränge in die Glocken sich einsenken, hören sie auf, nach unten aber verlieren sie sich erst in die Haut des Kiemenbogens und tragen noch bei zu der breiten Basis, mit welcher der Strang auf jenem sich ansetzt.“ Durch den Besitz von eigenen, in die Hautausstülpung herein sich erstreckenden Muskeln unterscheiden sich diese Kiemen von allen übrigen Anurenkiemen und schliessen sich hierin der Organisationsstufe der Salamandroidenkieme an, indem der Stil dem Kiemenkörper und die Glocke den Kiemenfäden morphologisch und physiologisch entspricht. „Wahrscheinlich steht diese Form in Beziehung zu der eigentümlichen ersten Wohnung des Embryo oder auch noch der ausgeschlüpften Quappe in der Rückenhaut der Mutter.“ „In einer Hinsicht haben wir in diesen Glocken jedenfalls einen bedeutenden morphologischen Unterschied von allen bis jetzt bekannten inneren und äusseren Kiemen. Dieser besteht darin, dass hier Verzweigungen von zwei verschiedenen Kiemenbögen verbunden werden und unter einander anastomosieren.“ Diese Erscheinung steht heute weniger isoliert da: wir fanden, dass bei *Salamandra atra* die Kiemen einer Seite eine Strecke weit mit einander verwachsen, ja sahen die lappenförmige *Typhlonectes*kieme mit der der andern Seite verwachsen — ganz abgesehen von der Möglichkeit, dass letztere Kieme durch Verwachsung der Kiemenausstülpungen mehrerer Kiemenbogen einer Seite entstanden wäre.

Weinland bemerkt noch, dass er von Flimmerepithel an seinen Weingeistexemplaren nichts habe entdecken können.

Immerhin mag diese Kieme, analog der Alyteskieme, während der Entwicklung im Ei als Respirations- und vielleicht auch Nutritionsorgan dienen — verständlich aber wird uns m. E. die eigentümliche Form und der aktive Bewegungsapparat der Kieme nur, wenn wir annehmen, dass das Tier noch im Rückensack der Mutter als von den Eihüllen befreite Larve existierend, diese Kiemen zur Wasseratmung benutzt — was bisher über die Lebensweise des Tieres bekannt ist, setzt dieser Annahme kein Hindernis entgegen. Aus derselben ergäbe sich ohne weiteres die Notwendigkeit eines längeren Stieles. Die prinzipiell für die äusseren Kiemen zweckmässigste Büschelform wäre dann wohl zu wenig formbeständig und resistent gewesen und dann bot ein Organ von der ungefähren Form einer hohlen Halbkugel bei denkbar geringstem Stoffverbrauch und Umfang die denkbar grösste Oberfläche bei allseitiger Zugänglichkeit für das Wasser. Der Muskel diene vielleicht zum gänzlichen Einziehen des Organs, z. B. bei Ortsveränderung der Mutter. Geringere Kontraktionen und Erschlaffungen desselben — bei ersteren würde zugleich die Öffnung des Trichters sich verkleinert haben und umgekehrt — mochten den Wasserwechsel befördern.

Auch diese Kiemen werden übrigens später durch innere Kiemen ersetzt.

Weinland fügt noch hinzu: „Es ist zu vermuten, dass die Embryonalentwicklung von *Hyla marsupiata* Dum. Bibr. (= *Nototrema marsupiatum*) der von *Notodelphys* ähnlich ist. Boulenger (21, pag. 417) meldet, dass das Junge schon in Form einer Kaulquappe die Tasche verlässt, was ja ein ähnliches Verhalten der Kiemen nicht ausschliessen würde, während *Nototrema testudineum* Esp. ebenso wie *Nototrema oviferum* seine Metamorphose vollständig in der mütterlichen Bruttasche durchmacht.

Bei *Hylodes martinicensis* scheint wirklich eine sehr beträchtliche Reduktion des Apparates der äusseren Kiemen vorzuliegen -- freilich dürfte nicht jeder geneigt sein, die Bedeutung dieser Thatsache so hoch anzuschlagen wie Peters (149) und sein Schüler Selenka, der die frühzeitige Reduktion der Vorniere damit in Zusammenhang bringt (179). Bavay berichtet (10), dass man am vierten Tage die erste Anlage einer Kieme jederseits unterscheiden könne; am fünften Tage sei das Blut gefärbt, die Kiemen daher ziemlich gut sichtbar: sie bieten die Form einer einfachen Gefässschlinge (*anse vasculaire*) dar; am sechsten Tage sind sie auf dem Höhepunkt ihrer Färbung und am siebenten Tage sind sie verschwunden, ein roter Fleck nimmt ihre Stelle ein. Am neunten Tage ist jede Spur von Kiemen und Schwanz verschwunden und am zehnten oder elften verlässt das Tier -- vierfüssig -- das Ei. Die Funktion der Kiemen mag ja immerhin kaum in Betracht kommen und bald von dem mächtigen Schwanze übernommen werden, aber ihre Existenz ist doch nicht zu bezweifeln, und es ist wohl kaum mehr ein ganz vorurteilsfreier Skeptizismus, wenn Peters (149, pag. 914) es für wünschenswert erklärt „festzustellen, ob der Gefässbogen zu jeder Seite des Herzens wirklich als eine Kieme oder nur als der bleibende Aortenbogen zu betrachten ist.“

Bei *Phyllomedusa Iheringii* bezeugt uns Boulenger Kiemenbildung (93, pag. 463) ohne nähere Angaben.

Die bisher beobachteten Exemplare von Larven von *Dendrobates* (182, pag. 311) hatten das Stadium äusserer Kiemen bereits überschritten.

*Aglossa*. Die früheren Veröffentlichungen über Larven von *Dactylethra* beziehen sich alle auf spätere Stadien (139, Taf. 56, Fig. 1–3. 65, pag. 315. 213, pag. 155). Dagegen hat vor wenigen Jahren Leslie (108) die Entwicklung vom Ei an beobachtet und meldet: „The fishlike larva does not acquire any external gills, but opercular folds are distinctly visible and



water taken in by the mouth is expelled by these branchial clefts.“ Die hier beschriebene Atmungsweise findet sich sonst erst nach Bedeckung der äusseren Kiemen durch die Opercula, die Leslie wohl mit seinen „opercular folds“ meint. Die „branchial clefts“ waren wahrscheinlich die beiden Spiracula, so scheint mir, zumal Leslie durch seinen Bericht nicht den Beweis liefert, dass er die vorhergehenden Stadien genau beobachtet hat, auch hier das Fehlen äusserer Kiemen noch nicht nachgewiesen<sup>1)</sup>).

Dass bei *Pipa americana*, dem Beuteltiere der Amphibien, wie es Leuckart nennt, die respiratorischen und wohl auch die nutritorischen Funktionen während des Embryonallebens hauptsächlich dem Schwanze zukommen, dessen Grösse schon Blumenbach und dann Camper (30) auffiel, ist neuerdings von Peters (149) und den Sarasins (170, pag. 33) mit Recht hervorgehoben worden. Dass der Embryo aber keine, gar keine äusseren Kiemen besitze, ist dabei zwar ad maiorem caudae gloriam vielfach behauptet worden (z. B. 149, pag. 713, und 179, pag. 123, cf auch 208, pag. 491), jedoch nicht nur unbewiesen, es geht vielmehr das Gegenteil aus der Veröffentlichung Wymans (212) über die Entwicklung von *Pipa* klar hervor. Er sagt wörtlich, pag. 370: „In all the earliers specimens three branchial appendages were visible on each side of the head“ und zeichnet sie (Fig. 2, meine Fig. 34) als drei ungeteilte Fortsätze an gewöhnlicher Stelle. Auch die neuerliche Mitteilung von Wilder (208) spricht sich, gestützt auf die Untersuchung etwas älterer Embryonen, für die Richtigkeit dieser Beobachtung aus.

Bei *Rana opisthodon*, die durch Falten der Abdominalhaut zu atmen scheint, bemerkte Guppy (23, pag. 51): „on the sides of the body small tufts of what seemed to be branchiae“ — jedoch hat Boulenger an den an ihn übersandten Exemplaren nichts davon gesehen.

<sup>1)</sup> cf. Nachtrag pag. 144.

Wir haben bei den Anuren die Kiemen entweder als einfache unverzweigte oder als nach einer Seite eines kaum stärkeren, jedenfalls bei den typischen Kiemen nie eigene Muskeln enthaltenden Hauptstrahles verzweigte Hautausstülpungen kennen gelernt. Beide Formen fanden wir schon in der Ontogenese der Urodelenkiemen. Es haben also auch hier, wie so vielfach, die Anuren die wahrscheinlich schon bei den Uramphibien vorhandenen primitiven Formen bewahrt, während die Urodelen zu komplizierteren Bildungen vorgeschritten sind.

Bei kritischer Prüfung der vorhandenen Berichte haben wir schliesslich keinen sicher nachgewiesenen Fall gänzlichen Fehlens der Kiemen gefunden; ich will das darum nicht für ausgeschlossen halten. Möglich wäre es natürlich nur, wo andere Bildungen die Kiemenfunktion übernehmen (Schwanz, Bauchfalten) — in diesen Fällen fanden wir ja auch eine mehr oder minder beträchtliche Reduktion der Kiemen. Wenn die Kiemen, im Falle des Wegfalls der freien Existenz der mit äusseren Kiemen versehenen Larven im Wasser, dafür embryonale Funktionen übernehmen, wie bei *Alytes*, so erleiden sie wohl durchgehends Umänderungen, allgemeine Gesetze darüber lassen sich jedoch bei unseren noch sehr lückenhaften Kenntnissen bis heute nicht aufstellen. Nachdem man neuerdings den verschiedenen Arten der Brutpflege der Batrachier sein Augenmerk zugewendet hat (cf. die Tabelle Boulengers 93, abgedruckt 40, pag. 239 f.), dürften wohl gelegentlich auch diese eng damit zusammenhängenden Verhältnisse der äusseren Kiemen das Interesse der Forscher erregen und Aufklärung finden.

### **Allgemeine Morphologie und Physiologie der äusseren Kiemen.**

Mehrfach habe ich das zeitliche Verhältnis des Auftretens der ersten Anlage der Kiemen und des Durchbruchs der Kiemenpalten erwähnt. Wenn man zeigen könnte, dass die Kiemen

vor Durchbruch des Entoderms nach der äusseren Haut entstehen, so wäre das ja in der That der exakteste Beweis für ihre rein ektodermale Natur. Der Beweis, dass dies durchgehends der Fall sei, ist nicht zu führen. Aber ganz abgesehen davon, dass dieser Nachweis hie und da gelungen scheint und sich daraus durch Analogie auf die rein ektodermale Natur aller Amphibienkiemen schliessen lässt, so wird doch jeder, der einmal die Entstehung der äusseren Kiemen genau mit Lupe und Mikroskop verfolgt hat, von dem rein ektodermalen Ursprung dieser Organe sich überzeugt haben. Woher sollten auch Elemente des Entoderms kommen? Auch der konvexe Rand der Kiemenbogen oder Kiemenplatten ist zweifellos ektodermal (122, pag. 34) und dafür, dass Elemente aus der Tiefe der Kiemenspalten emporwandernd an der Kiemenbildung teilnehmen, ist nie auch nur der Schimmer eines Beweises geliefert worden, und die noch vor zwanzig Jahren z. B. von Gegenbaur geäusserte Ansicht einer genetischen Gleichheit der inneren und äusseren Kiemen — er sagt wörtlich: „die Kiemen können auch zur Oberfläche gelangen und sogar wie Integumentfortsätze sich ausnehmen“ (61, pag. 569) — ist ebenso wie für die Kiemendeckelkiemen der Ganoiden auch für die äusseren Kiemen der Dipnoer und Amphibien falsch und dürfte wohl heute von niemand mehr vertreten werden.

Warum bilden sich nun überhaupt derartige Hautatmungsorgane bei den Amphibien aus? Welches Organ versieht die gleiche Funktion bei den Fischen, die solche Organe nicht haben? „Bei diesen, z. B. den Teleostiern,“ — ich citiere Maurer 122, pag. 33 — „besteht in früher Zeit eine sehr ausgebildete Dottersackatmung und demgemäss ist zur Zeit der Ausbildung der Schlundkiemenhöhle für genügende Atmung gesorgt. Anders bei den Amphibien, die eines Dottersackes entbehren. Hier sind in früher Zeit, wo die Kiemenspalten noch nicht geöffnet sind, bereits Organe für die Atmung nötig.

Naturgemäss bilden sich solche da, wo die zuerst gebildeten Gefässe in den Anlagen der Schlundbogen nahe dem Ektoderm verlaufen, von diesem aus.“ Das sich an den knorpeligen Kiemenbogen ansetzende Bindegewebe mochte ihnen den nötigen Halt geben — irgend welche eigene knorpelige Grundlage ist, wie wir sahen, nirgends vorhanden. Zugleich gab dieser Sitz die Möglichkeit zur Schaffung eines Kiemenkörpers durch Hineinwachsen von Muskeln und Nerven. Die Existenz der Kiemenspalten ist wohl keine wesentliche Bedingung der Atmung durch äussere Kiemen, wie z. B. Cuvier meinte (42, pag. 169), ihre Fortexistenz dürfte mehr im Interesse der Schlundatmung, der Atmung der Kiemenplatten und ihrer Differenzierungsprodukte und — bei Anuren — der inneren Kiemen gelegen haben.

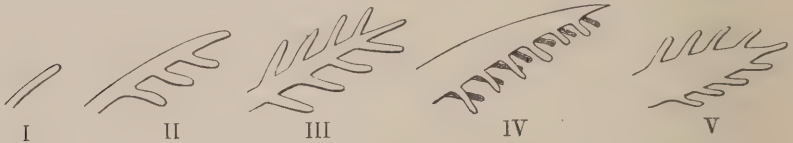
Wenn es erlaubt ist, gewissermassen ideale Anforderungen an ein Atmungsorgan zu stellen, so wären diese dahin zu formulieren: erstens, es muss bei möglichst geringem Stoffverbrauch eine möglichst grosse Blutoberfläche mit dem äusseren Medium, Luft oder Wasser, in Berührung bringen und zweitens muss die das Medium und das Blut trennende Diffusionsmembran möglichst dünn sein. In ersterer Beziehung würden bei ausgestülpten Organen möglichst lange, aus einfachen, kapillaren Schleifen bestehende Kiemenfäden am zweckdienlichsten erscheinen. Solche ideale Kiemenfäden haben wir bei den Selachierembryonen kennen gelernt. Aber das Atmungsorgan einer freilebenden Amphibienlarve ist ganz andern Insulten ausgesetzt: die Kiemenfäden dürfen daher nicht so lang sein, es bedarf, wenigstens bei den grösseren Urodelenkiemen, jede Gefässschlinge zu grösserer Festigkeit eines bindegewebigen Achsenstrahles, der nun freilich durch Bildung kapillarer Netze seinerseits auch wieder für die Respiration benutzt wird.

Weiterhin haben wir nirgends bei einer für die Wasseratmung bestimmten Kieme ein ganz plattes Epithel, das doch allein unsern Anforderungen entsprechen würde, gefunden. Ich



glaube hierfür den Grund darin suchen zu müssen, dass das Epithel eines solchen Atmungsorganes gerade im Interesse der Existenz des Organes an den allgemeinen Schutzfunktionen des Ektoderms teilnehmen muss. Hie und da mag wohl zur Dicke des Epithels auch noch das rapide Wachstum, in dem es sich befindet und das auch noch durch die stets sehr zahlreichen Kernteilungen bewiesen wird (144, pag. 162), beitragen. Von höchster Bedeutung ist natürlich noch die Durchlässigkeit des Epithels und die oben besprochenen Interzellularräume würden natürlich die Funktion erheblich begünstigen, falls sie wirklich existierten. Einen exakten Beweis für meine Erklärung der relativen Unzweckmässigkeit der Kiemenstruktur liefert, meines Erachtens, die *Alytes*kieme. Hier, wo die Kieme im Schutze der umgebenden Gallertmasse funktioniert, haben wir beträchtlich längere Kiemenfäden als bei den andern Kiemen und ausserdem ein einschichtiges, ganz plattes Epithel. So konnte *Alytes* durch Ausbildung einer Kieme seinen Respirationsbedürfnissen ebenso genügen, wie die andern durch Ausbildung der drei.

Als die primitivste Form einer äusseren Kieme ist die Stabform anzusehen (I): eine unverzweigte, epithelbekleidete Gefässschlinge, wie wir sie heute noch ontogenetisch, wenigstens an-



gedeutet, bei allen Kiemen, und dauernd bei der dritten Kieme von *Bufo*, bei der Kieme von *Hylodes martinicensis*, von *Pipa* und vielleicht auch von *Hyla* wiederfinden. Bei verzweigten Kiemen (II—V) bildet die erste, stärkere Gefässschlinge einen Stamm, von dem die Kiemenfäden als Äste abgehen. Setzen sich diese nur an einer Seite an, so erhalten wir die Geweihform der Anurenkieme (II), setzen sie sich zu beiden Seiten an, so

resultiert die Fiederform der Derotremen- und ursprünglichen Cäciliienkieme (III), die wir in der Ontogenese der Salamandridenkieme wiederfanden. Wurde dann ein Kiemenkörper gebildet, so lag derselbe entsprechend dem natürlichen Verlauf der Muskeln und des Bindegewebes in einer dorsoventralen Ebene. Zuerst war er keilförmig und an seinen beiden unteren Kanten, der Arterie genähert, setzten sich die Kiemenfäden — ursprünglich in je einer Reihe — an (IV). Vielfach vermehrten sich dann die Reihen, die Kiemenfäden wanderten mehr nach der oberen Kante — der Kiemenkörper wurde blattförmig (V). Schliesslich sahen wir bei Ichthyoden diesen Kiemenkörper sich verzweigen.

Eine Übersicht über die verschiedenen Formen der Kiemen giebt die folgende Tabelle, bei der stets nur die entwickeltste Kiemenform eines Individuums berücksichtigt ist; von den atypischen Formen, der Typhlonectes- und der Nototremakieme, sehe ich dabei ab.

A. Kieme stabförmig, unverzweigt: *Hylodes*, *Pipa*, *Dactylethra*<sup>1)</sup> *Hyla* (?).

B. Kieme verzweigt.

I. Hauptstamm wenig hervortretend, ohne eigene Muskeln; sein Epithel trägt Cilien.

a) Kiemenfäden ausschliesslich von der ventralen Seite des Hauptstammes entspringend; die hinterste Kieme ist die kürzeste: *Rana*, *Bufo*, *Cystignathus* und wohl die meisten Anuren.

[Nur eine Kieme entwickelt, Kiemenfäden länger als gewöhnlich: *Alytes*<sup>2)</sup>.]

b) Kiemenfäden symmetrisch zu beiden Seiten des Hauptstammes, bald ist die vorderste, bald die mittelste die längste: *Derotremen* und *Cäciliiden*.

<sup>1)</sup> cf. Nachtrag pag. 144.

<sup>2)</sup> An das Embryonalleben angepasste Kiemen sind eckig eingeklammert ]; die ektodermalen Fischkiemen in runden Klammern beigefügt ().

II. Hauptstamm als Kiemenkörper sehr hervortretend, mit eigenen Muskeln; sein Epithel trägt keine Cilien; stets ist die hinterste Kieme die längste: Salamandroiden.

a) Kiemenkörper unverzweigt.

1. Kiemenkörper keilförmig.

$\alpha$ ) Die beiden Kanten der unteren Fläche mit je 1—2 Reihen von Kiemenfäden besetzt — gelegentlich, namentlich am Ende der hinteren Kiemen, die Kiemenfäden an der oberen Kante: Triton, Desmognathus, Ochrophaea, Gyrinophilus, Spelerpes, Pelonectes, Sal. mac. II und wahrscheinlich die meisten Salamandriden, deren Kiemen unbekannt sind.

$\beta$ ) Die untere Kante vielreihig besetzt:

$\beta_1$ ) Kiemenkörper hoch und kurz: Chondrotus tenebrosus.

$\beta_2$ ) Kiemenkörper niedrig und lang: Axolotl II.

$\gamma$ ) Auch die angrenzenden Partien der Vorder- und Hinterfläche vielreihig besetzt: Menobranchus.

2. Kiemenkörper mehr platt, blattförmig.

$\alpha$ ) Ausser den Kanten die ganze hintere Fläche mit Kiemenfäden besetzt: Axolotl I (Polypterus, Protopterus).

$[\beta]$  Nur die beiden Kanten mit Kiemenfäden besetzt: Salamandra atra, Sal. mac. I.]

b) Kiemenkörper verzweigt.

1. Kiemenkörper einfach verzweigt, keilförmig.

$\alpha$ ) Nur die vordere äussere Kante verzweigt: Pseudobranchus striatus.

$\beta$ ) Beide Kanten verzweigt: Siren lacertina II, (Calamichthys), Plethodon (?).

2. Kiemenkörper doppelt verzweigt.

$\alpha$ ) Mit Bevorzugung der vorderen äusseren Kante: Proteus.

$\beta$ ) Beide Kanten gleichmässig verzweigt: Siren lacertina I.

Die Protopteruskieme entspricht völlig einer, namentlich in ihren funktionierenden Anhängen, den Kiemenfäden, sehr erheblich reduzierten Axolotlkieme I. Jedoch ist die gegenseitige Lage der Kiemen verschieden von der der Urodelenkiemen: die ursprünglich vorderste ist die oberste. Ausserdem nimmt die Grösse von der vordersten zur hintersten ab, womit sich Protopterus zu unserer ganzen Gruppe II in Widerspruch stellt und sich der Gruppe I anreihet. Jedenfalls zeigt diese Zusammenstellung, dass das von Owen (136, pag. 514) aufgestellte Gesetz: „The size of the gills is as the proximity of their developing vascular arch to the propelling organ of the blood“ nur für die Salamandroidenkiemen zutrifft, für sämtliche Kiemen unserer Gruppe I mitsamt der Protopteruskieme dagegen falsch ist.

Eine notwendige Bedingung für die Kiemenatmung ist ein beständiger Wechsel des umgebenden Wassers. Dieser wird garantiert durch die Cilien, welche einen kontinuierlichen Strom vom centralen Ende der Kiemen nach der Peripherie hin erhalten. Hie und da mag auch die Ausstossung von Wasser durch die Schlundspalten den Wechsel des Wassers unterstützen. Sodann aber werden die Kiemen rythmisch bewegt durch den Pulsschlag. Bei in Ruhe befindlichen Froschlarven sah ich ganz regelmässig solche pulsatorischen Bewegungen, rasches Abschnellen vom Körper und langsames Zurücksinken, circa 70 mal in der Minute. Dasselbe hat Schneider bei Salamanderlarven (172, pag. 41) -- er zählte 44 derartige Bewegungen in der Minute -- Cope bei Menobranchus (40, pag. 26) beobachtet. Ermöglicht wird diese Bewegung durch den winkligen Verlauf, den die sekundäre Kiemenarterie vom Körper in die Kieme nimmt.

Reizt man eine Froschlarve zur Bewegung, so senkt sie im Momente des Losschwimmens ihre Visceralbogen kaudalwärts und legt dadurch die Kiemen fest an den Körper an; wahrscheinlich war es diese Bewegung der Kiemen, welche Veranlassung war, dieselben als Schwimmgorgane aufzufassen. So können



die Kiemen durch die Muskeln der Visceralbogen bewegt werden. Bei den Salamandroidenkiemen kombinieren sich natürlich mit diesen Bewegungen des Kiemenkorbes die Kontraktionen der eigenen Kiemenmuskeln. Schliesslich hat Rusconi eine Bewegung der Kiemen gesehen, welche durch Kontraktion des sich an dieselben anlegenden Kiemendeckels hervorgebracht wurde (165, pag. 15). Indessen dienen wohl alle diese willkürlichen Bewegungen in erster Linie dem Schutze der Kiemen, nur nebenbei und gelegentlich zur Erhöhung des Wasserwechsels.

Einen ebenso wichtigen Effekt für den Wasserwechsel wie die Bewegung der Kiemen selbst hat natürlich die Bewegung des umgebenden Mediums. So starben im nicht fliessenden Wasser sowohl Anurenlarven und Fische, wie Rusconi beobachtete (162, pag. 29—32), als auch, wie Palmén meldet (16, pag. 562, Anm.) Salamanderlarven, wenn sie verhindert wurden, an die Oberfläche zu kommen, also die Schlundrespiration ausgeschaltet war. Nun existieren freilich im freien Leben die Anurenlarven stets im nicht fliessenden Wasser, aber sie befinden sich — ich rede natürlich nur von denen mit äusseren Kiemen — stets in der Nähe der Oberfläche, wo der Sauerstoffgehalt am grössten ist. Ebenso ist bekanntlich der Gasgehalt des kalten Wassers grösser, und wenn Boas bei kalter Jahreszeit eine der Rusconischen entgegengesetzte Beobachtung machte (16, pag. 562 Anm.), so ist das dadurch erklärt. Auch wirkt kaltes Wasser als solches als Reiz auf die Kiemengefässe, so dass sich die Kiemen intensiv röten (123, pag. 503) und wenn Fräulein von Chauvin dem Proteus oder Axolotl die Kiemenatmung abgewöhnen wollte, so setzte sie dieselben demgemäss in gekochtes, d. h. gasfreies Wasser.

Sind die Kiemen eigentlich lebensnotwendige Organe? Diese Frage wurde ich mehrfach veranlasst, mir vorzulegen: eine Siren, der die Kiemen abgefressen waren, existierte mehrere Monate lang ohne Kiemen, bis sie sich reproduziert hatten (202); ebenso

ein Menobranchus; auch den Larven von *Salamandra atra* Fräulein von Chauvins werden wohl ihre Kiemenneubildungen keinen funktionellen Ersatz gewährt haben, und dennoch lebten sie, wenn auch unter sichtbaren Zeichen des Unbehagens (33). Ich hatte einer Larve von *Sal. mac.* zum Zwecke eines Reproduktionsversuches die Kiemen gänzlich abgeschnitten; sie lebte mehrere Tage, dann ging, wohl infolge ungenügenden Wasserwechsels, die ganze Brut ein, das kiemenlose Exemplar jedoch starb über einen Tag vor den übrigen. Es können demnach wohl andere Organe die Kiemen zeitweise notdürftig ersetzen — Haut, Schlund, Kiemenplatten, vielleicht auch Lungen (cf. 16, pag. 182) — für die volle Leistungsfähigkeit und Widerstandsfähigkeit eines kiementragenden Tieres aber sind auch die Kiemen vonnöten. Zu welchen respiratorischen Leistungen die Mund- und Pharyngealschleimhaut hie und da fähig ist, sieht man daran, dass es erwachsene, kiemenlose Salamandriden giebt, die auch keine Lungen besitzen (cf. 210 und 29).

In gleicher Weise muss auch ein Ersatz für die im Embryonalleben funktionierenden Kiemen möglich sein, denn wir sahen die Kiemen der Larven von *Sal. atra* vor der Geburt gänzlich resorbiert werden. Bei anderen derartigen Kiemen scheint ein solcher Ersatz nicht möglich zu sein, sie bleiben bis zur Geburt und werden dann abgestossen (*Typhlonectes*). Wie sich *Alytes* und *Ichthyophis* in dieser Beziehung verhalten, steht nicht fest.

Wenn wir noch kurz eine Abgrenzung der dorsalen äusseren Kiemen der Dipnoer und Amphibien gegen die inneren Kiemen der Fische und Anuren vornehmen wollen, so können wir die Gegensätze in folgendem Schema ausdrücken:

Äussere Kiemen  
ektodermal.

Innere Kiemen  
im grossen und ganzen entodermal.

|                                                              |                                                                    |
|--------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|
| An der Konvexität der Kiemenbögen nur dorsal sich ansetzend. | An den ganzen Breitseiten der Kiemenbögen sich ansetzend.          |
| Kubisches Epithel mit Cilien.                                | Plattes Epithel ohne Cilien (abgesehen von <i>Amphioxus</i> (104). |
| Pigmentiert.                                                 | Nicht pigmentiert.                                                 |

Trotzdem wir gelegentlich die äusseren Kiemen der Luftatmung sich anpassen sahen, so verschwinden sie im übrigen doch allgemein mit der ontogenetischen — (caducibranchiate Amphibien) — oder phylogenetischen — (Amnioten) — dauernden Einführung des Luftlebens. Wir sahen die äusseren Kiemen in ihrer morphologischen Ausbildung und damit auch in ihrer physiologischen Leistungsfähigkeit beschränkt durch die unumgängliche Notwendigkeit, teilzunehmen an den allgemeinen Schutzfunktionen der Epidermis. Durch das Landleben werden diese Anforderungen an die Epidermis enorm gesteigert — ein ausgestülptes ektodermales Atmungsorgan ist nicht mehr möglich. In der ganzen Reihe des Amniotenreichs sehen wir für die Luftatmung besser angepasste und leistungsfähigere Organe durchgeführt als sie die Amphibien in ihren äusseren Kiemen für die Wasseratmung besitzen.

#### Nachtrag (zu pag. 134 und 139).

Wie sehr ich mit meinem Zweifel an der Exaktheit der Leslieschen Beobachtungen Recht hatte, beweist die inzwischen erschienene Arbeit von F. E. Beddard: Notes upon the tadpole of *Xenopus laevis* (*Dactylethra capensis*) (in Proceedings of the Zoological Society of London, 1894). Beddard stellt fest, dass *Dactylethra* „jederseits zwei ungeteilte äussere Kiemen besitze. „The processes“ „are hardly, conical in form; they have a long base of attachment, and are indeed rather to be described as lamellae than processes“.

Zum Schlusse sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Wiedersheim, für die Anregung zu dieser Arbeit, für die freigebige Überlassung eines reichlichen und seltenen Materials, für stete Unterstützung besonders auch durch die freundliche Überweisung der nötigen litterarischen Hilfsmittel meinen herzlichsten Dank zu sagen. Auch Herrn Professor Keibel bin ich für Überlassung von Material und manchen freundlichen Wink zu grossem Danke verpflichtet.



## Litteratur-Verzeichnis.

---

1. Albrecht, P., Über eine in zwei Zipfel auslaufende rechtsseitige Vorderflosse von *Protopterus annectens*. Sitzungsberichte der kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1886.
2. Ayers, H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer. Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. XVIII. Neue Folge, Bd. XI, 1885.
3. — On the genera of the Dipnoi Dipneumones. American Naturalist, Vol. XXVII, Nov. 1893.
4. Baer, K. E. v., Geschichte des Froschembryo. In: Burdach: Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. 1828, Bd. II, pag. 222—235.
5. Balfour, F. M., and Parker, W. N., On the structure and development of *Lepidosteus*. Proceedings of the Royal Society, Nr. 217, 1881.
6. — — On the structure and development of *Lepidosteus*. Philosophical transactions of the Royal Society of London, Vol. 173, 1883.
7. Bambeke, Ch. van, Recherches sur le développement du Pélobate brun. Mémoires de l'Académie Royale des Sciences de Belgique, Tome XXXIV, 1870.
8. — Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. Archives de Biologie, Tome I, 1880.
9. Baur, G., Über *Lepidosiren paradoxa*. Zoologische Jahrbücher, Bd. II, 1887.
10. Bavay, M., Note sur l'*Hylodes martinicensis* et ses métamorphoses Annales des sciences naturelles. V. Sér. Zoologie. 1873, XVII, Art. Nr. 16.
11. Bello y Espinosa, Zoologische Notizen aus Portorico. Nach dem Spanischen von E. v. Martens. Nolls, Zoologischer Garten. 1871.
12. Benecke, Über die Entwicklung des Erdsalamanders. Zoologischer Anzeiger, III, 1880, pag. 13—17.
13. Bischoff, Th., *Lepidosiren paradoxa*. Leipzig 1840.
14. Bloch, M. E., *Systema Ichthyologiae*. Herausgegeben von Schneider. Berlin 1801.
15. Boas, J. E. V., Über Herz und Arterienbogen bei *Ceratodus* und *Protopterus*. Morphol. Jahrb., Bd. VI, 1880.
16. — Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb., VII, 1882.

- 10\*

42. Cuvier, G., Anatomische Untersuchungen über die zweifelhaften Reptilien. In: Al. von Humboldt und Bonplands Beobachtungen aus der Zoologie und vergleichenden Anatomie. Tübingen 1806.
43. — Le règne animal. Nouvelle édition, tome II, Paris 1829 (citirt nach Sarasin).
44. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. IV. Mitt. der zool. Stat. zu Neapel 1884, Heft I.
45. M' Donnell, R., Observations on the Habits and Anatomy of the Lepidosiren annectens. Roy. Dublin Soc. Journ., II, 1858/59.
46. — Notiz über Lepidosiren paradoxa. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. X, 1860.
47. Dugès, Ant., Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Paris 1834.
48. Duméril, A., Métamorphoses des Axolotls. Ann. des sciences nat. Zoologie, Tome VII, 1867, pag. 229—254.
49. — Bericht über weisse Axolotl. Comptes rendues, 1870, pag. 782 f.
50. — u. Bibron, Erpétologie générale, Bd. VIII, Paris 1841.
51. Ebner, v., Über einen Triton cristatus Laur. mit bleibenden Kiemen. Mitt. des naturw. Vereins in Graz, 1877. (Nach Kollmann citirt.)
52. Ecker, Al., Icones physiologicae. Leipzig 1851—1859.
53. Ehrenberg, Über Proteus anguinus. Sitzber. der Gesellsch. naturforschender Freunde zu Berlin, Nov. 1865 u. Jan. 1867.
4. Ellis, J., An account of an amphibious bipes. Philosophical Transact., Tome LVI, 1766, pag. 189 ff.
55. Fatio, V., Faune des Vertébrés de la Suisse. Vol. III. Reptiles et Batraciens Genève et Bâle 1872.
56. Filippi, F. de, Sulla larva del Triton alpestris. Archivio per Zoologia, 1861. Übersetzt von Siebold: Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. XXVIII, 1877.
57. Fischer, J. G., Anatomische Abhandlungen über Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.
58. Fraisse, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien. Kassel und Berlin 1885.
59. Funk, A. F., De salamandrae terrestris vita, evolutione, formatione tractatus. Berlin 1827.
60. Gasco, F., Intorno alla Storia dello sviluppo del Tritone alpestre. Genova 1880.
61. Gegenbaur, C., Grundriss der vergleichenden Anatomie. a) I. Aufl. 1874, b) II. Aufl. 1878.
62. Giglioni, H. H., Lepidosiren paradoxa. Nature, Vol. 35, 1887, pag. 343.
63. Götte, A., Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
64. — Zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierkieme. Zool. Anzeiger, Jahrg. I, 1878, pag. 52.
65. Gray, J. E., Notice of a new Genus (Silurana) of Frogs from West Afrika. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Vol. XIV, Third Series, 1864. (Beinahe wörtlich = 66.)

66. Gray, J. E., Note on the Clawed Toads (*Dactylethra*) of Africa. *Proc. Zool. Soc. of London*, 1864, pag. 458.
67. Greeff, R., Über *Siphonops thomensis*. *Sitzber. der Ges. zur Bef. der ges. Naturw. zu Marburg*, Jahrgang 1884, pag. 15—32.
68. Günther, A., Description of *Ceratodus*. *Philos. Trans.*, Vol. CLXI, 1871, pag. 511—571. (Übersetzt von Troschel im *Archiv für Naturgeschichte*, Bd. 37, 1871.)
69. — An introduction to the study of fishes. Edinburgh 1880. a) englisch, b) deutsche Übersetzung von G. v. Hayek: „*Handbuch der Ichthyologie*“. Wien 1886.
70. Hay, O. P., Observations on *Amphiuma* and its young. *American Naturalist*, 1888, pag. 315.
71. — The Skeletal anatomy of *Amphiuma* during its earlier stages. *Journ. of Morphol.*, Vol. IV, Nr. I, 1890. (Sepabdr.)
72. Heckel, J., Bemerkungen über *Lepidosiren paradoxa*. *Müllers Archiv*, 1845.
73. Hensel, R., Beiträge zur Kenntnis der Wirbeltiere Südbrasilens. *Archiv für Naturgeschichte*, Bd. XXXIII, pag. 120—162.
74. — Über südamerikanische Batrachier. *Sitzber. der Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin*. März 1867.
75. Héron-Royer, Note sur l'oeuf et la première période embryonnaire du *Pélodyte ponctué*. *Bull. soc. zool. de France*, Bd. IV, 1879, pag. 229—239, nebst Tafel X u. XI.
76. — Recherches sur les caractères embryonnaires externes de l'Alyte accoucheur. *Ebenda*, Bd. VIII, 1883.
77. — Note sur les amours, la ponte et le développement du *Discoglossa*. *Ebenda*, Bd. X, 1885.
78. — *Rana fusca* et *Rana agilis*. *Ebenda*, Bd. XI, 1886, pag. 681—690, avec pl. XXI.
79. Hertwig, O., *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte*. II. Aufl., 1888.
80. — R., *Lehrbuch der Zoologie*. II. Aufl., 1893.
81. Hinckley, M. H., Eggs and tadpoles of *Hyla versicolor*. *Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist.*, Bd. XXI, pag. 104 ff., 1883.
82. Hoeven, J. van der, Fragments zoologiques sur les Batraciens. *Mémoires de la société du Muséum d'histoire naturelle de Strassbourg*, Tome III, 1840—1846.
83. Hoffmann, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische (IX). *Arch. für mikr. Anatomie*, Bd. XXIII, 1884.
84. Hogg, J., Über die Kiemen der jungen Caecilien. *Forrieps Notizen*, Bd. XIX, 1841, pag. 193—200 und 212—215. Englisch erschienen in: *Ann. of Nat. Hist.*, VII, 1841, pag. 353—362.
85. — K. S., Notes on some Batraciens. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, Vol. XVI, 1865.
86. Home, E., An account of the organs of generations of the Mexican *Proteus* (*Axolotl*). *Philosophical Transactions*, 1824, pag. 419 ff., mit Abb.



87. Humphry, G. M., The muscles of *Lepidosiren annectens*. Journ. of Anat. and Physiology, Vol. VI, 1872.
88. Huschke, E., Über die Umbildung des Darmkanals und der Kiemen der Froschquappen. Isis, 1826, pag. 613—627.
89. Huxley, T. H., „*Ceratodus fosteri*“. Proc. Zool. Soc. of London, 1876.
90. Hyrtl, *Lepidosiren paradoxa*. Abhandl. der kgl. böhmischen Gesellsch. d. Wissensch. Prag 1845.
91. — *Cryptobranchus japonicus*. 1865.
92. — Über die Blutgefäße der äusseren Kiemendeckelkieme von *Polypterus Lapradei*. Sitzber. der Akad. der Wiss. zu Wien. Math. Naturw. Kl., Bd. LX (I), 1869.
93. Ihering v., On the oviposition in *Phyllomedusa Iheringii*. [Mit Zusatz von Boulenger.] Ann. and Mag. of Nat. Hist. Sér. V, XVII, 1886, pag. 461—464.
94. Imperati, Dell' *Historia naturale Libri XXVIII*. Napoli 1590 (citirt nach 112).
95. Jardine, Remarks on the structure and habits of *Lepidosiren annectens*. Ann. and Mag. of Nat. History, Bd. VII, 1841, pag. 21—26.
96. Jullien, (Bericht über erwachsene kientragende Tritonen.) Comptes rendues de l'Acad. de Paris. LXVIII, pag. 938, 1869.
97. Kingsley, J. S., The head of an embryo *Amphiuma*. American Naturalist. August 1892.
98. Klein v., Beiträge zur Anatomie der *Lepidosiren annectens*. Jahreshefte des Vereins für vaterl. Naturkunde in Württemberg. Jahrg. XX, 1864.
99. Knauer, K., Naturgeschichte der Lurche. Wien 1878.
100. — Das Lebendiggebären der *Salam. maculosa*. Zool. Anzeig., 16, XII, 1878.
101. Kollmann, J., Das Überwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mex. Axolotl. Verh. der naturf. Ges. in Basel, VII, 1883.
102. de Lacepède, Naturgeschichte der Amphibien. Übersetzt von Bechstein. Weimar 1800, Bd. II.
103. Lambotte, M., Observations anatomiques et physiol. sur les appareils sanguins et respiratoires des Batraciens anoures. Mém. cour. par l'Académie Royale de Bruxelles. Tome XIII, 1838.
104. Langerhans, P., Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*. Archiv für mikr. Anat., Bd. XII.
105. Lataste, F., Sur les tétards des Batraciens anoures. Bull. de la soc. zool. de France, Bd. II, 1877, pag. 281—286.
106. — Étude sur le Discoglosse. Actes de la soc. Linnéenne de Bordeaux. T. XXXIII, 1879, pag. 275—341.
107. Latreille, Histoire naturelle des salamandres de France. Paris 1800 (citirt nach 112).
108. Leslie, J. M., Notes on the habits and oviposition of *Xenopus laevis*. Proceed. zool. soc. of London, 1890.
109. Lessona, Michele, Nota intorno alla riproduzione della *Salamandrina perspicillata*. Alli della soz. scienz. di Torine vol. X, 1874.

110. Leuckart, F. S., Einiges über die fischartigen Amphibien. Isis. 1821, Litterar. Anzeiger, pag. 257—268.
111. — Untersuchungen über die äusseren Kiemen der Embryonen von Rochen und Haien. Stuttgart 1836.
112. — Zoologische Bruchstücke. II. Stuttgart 1841.
113. Leydig, F., Beiträge zur mikr. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
114. — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. 1857.
115. — Über die Molche der württembergischen Fauna. Troschels Archiv für Naturgesch., 1867, XXXIII, Bd. I.
116. — Über die allg. Bedeckungen der Amphibien. Arch. für mikr. Anatomie, XII, 1876. (Sepabdr.)
117. — Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. Morph. Jahrbuch, II. (Sepabdr.)
118. — Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877.
119. Marshall, A. M., u. Bles, E. J., The development of the blood vessels in the Frog. Studies from the biol. Lab. of the Owens College, Vol. II, 1890.
120. Martin-St.-Ange, J. G., Recherches anat. et physiol. sur les organes transitoires et la métamorphose des Batraciens. Annales des sciences natur., 1831, Tome XXIV.
121. Mayer, A. F. J. C., Analekten für vergleichende Anatomie. Bd. I. Bonn, 1835.
122. Maurer, F., Die Kiemen und ihre Gefässe bei anuren und urodelen Amphibien. Morphol. Jahrbuch, Bd. XIV, 1888, Heft II. (Separatabdruck.)
123. Michahelles, Beiträge zur Naturgeschichte des Proteus anguineus. Okens Isis, 1831, pag. 499—509.
124. Milne Edwards, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. Paris 1857.
125. Moquin-Tandon, G., Du développement des batraciens anoures. Annales des sciences naturelles. Sixième Série. Zool. et Palaeontol., Tome III, Nr. 3, 1876.
126. Müller, Joh., Beiträge zur Anatomie und Naturgeschichte der Amphibien. Zeitschr. für Physiologie, 1831, IV, 1, p. 190 f.
127. — Kiemenlöcher an einer jungen Caecilia hypocyanea. Okens Isis 1831, pag. 709—711.
128. — Die Kiemenlöcher der jungen Caec. hypocyanea. Müllers Archiv, 1835.
129. — Über den glatten Hai des Aristoteles. Abh. der kgl. Akad. der Wissensch. aus dem Jahre 1840, pag. 187—257.
130. — Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. III. Fortsetzung: Über das Gefässsystem. Ebenda, 1841.
131. — Bau und Grenzen der Ganoiden. Ebenda, 1844.
132. Naue, H., Über Bau und Entwicklung der Kiemen der Froschlarven. Zeitschr. für Naturwiss. Halle 1890, pag. 129—176.
133. Neill, P., Betragen der Siren lacertina. Isis, 1832, pag. 698 f.
134. Owen, R., Description of the Lepidosiren annectens. Trans. Linn. Soc., 1839.

135. Owen, R., Lectures of the vertebrated animals. (Fishes.) 1856 (cit. nach 45).
136. — Anatomy of Vertebrates. Vol. I: Fishes and Reptiles. London 1866
137. Pallas, P. S., Lacerta apoda. Nov. comment. acad. scient. imperial. Petropolitanae, Tome XIX, 1774, pag. 435—454.
138. Parker, W. K., On the structure and development of the Skull in the Urodelous Amphibia. Part. I. Philosoph. Trans. of the Roy. Soc., Vol. 167, Part. II, Nov. 1876.
139. — On the str. and dev. of the Skull in the Batrachia. Part. II. Ebenda, Vol. 166, Part. II.
140. — On the str. and dev. of the Sk. in sturgeons. Ebenda, Part. I, 1882.
141. Parker, W. N., On Amphibians with some speculations as to the origin of the various groups of animals. Read before the Cardiff Naturalists society, 29. April 1886. (Sepabdr.)
142. — On the African Mudfish. Trans. Cardiff. Naturalists Soc., Dez. 1888.
143. — On the anatomy and physiology of *Protopterus annectens*. Transactions of the Royal Irish Acad., Vol. XXX, Part. III, 1892.
144. Paulicki, Über die Haut des Axolotls. Archiv für mikr. Anatomie, Bd. XXIV, 1883.
145. Peters, W., Über einen dem *Lepidosiren annectens* verwandten Fisch von Quellimane. Müllers Archiv, 1845.
146. — Über eine junge *Caecilia glutinosa* mit Kiemenlöchern aus Malacca. Monatsber. der kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Mai 1864.
147. — Über die von Prof. Dr. R. Buchholz in West-Afrika gesammelten Amphibien. Ebenda. 1875, pag. 196—212.
148. — Über die Entwicklung der Caecilien. Ebenda. 1875, pag. 483—486.
149. — Über *Cystignathus typhonius* und *Hylodes martinicensis*. Ebenda. 1876, pag. 709—713, nebst Berichtigung pag. 914.
150. Pfitzner, W., Die Epidermis der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. VI, 1880, pag. 469—526.
151. Plessen, J. v., u. Rabinovitz, J., Die Kopfnerven von *Salamandra mac.* im vorgerückten Embryonalstadium. München 1891.
152. Pontallié, Recherches sur les Batraciens. Annales des scienc. nat. Troisième Série. Zool., Bd. XVIII, 1852.
153. Rathke, M. H., De salamandarum corporibus adiposis, ovariis et oviductibus eorumque evolutione. D. J., Berlin 1818.
154. — Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Abt. IV. Neueste Schr. der naturf. Ges. in Danzig, Bd. II, Heft II, Halle 1827.
155. — Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere. Riga u. Dorpat 1832.
156. Reichert, K. B., Über das Entwicklungsleben im Wirbeltierreich. Berlin 1840.
157. Remak, R., Unters. über die Entwick. der Wirbelt. Bd. II. Berlin 1855.
158. Riess, J. Albin, Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. Troschels Arch. für Natg., Jahrg. 47, Berlin 1881.
159. Robin, Système sanguin des Plagiostomes. L'Institut, XV, 1847 (citirt nach 171).

160. Roesel von Rosenhof, A. J., *Historia naturalis ranarum nostratium Norimbergae* 1758.
161. Rudolphi, *Grundriss der Physiologie*. Bd. II, Abt. II, Berlin 1828.
162. Rusconi, Maur., *Descrizione anatomica degli organi della circolazione delle larve delle salamandre acquatiche*. Pavie 1817.
163. — u. Configliachi, cf. 37.
164. — Maur., *Les amours des salamandres aquatiques*. Milan. 1821.
165. — *Développement de la grenouille commune*. Milan. 1826.
166. — *Observations anatomiques sur la Sirène, mise en parallèle avec le Protée et le têtard de la salamandre aquatique*. Pavie 1837.
167. — *Histoire naturelle, développement et métam. de la salamandre terrestre*. Paris 1854.
168. Salensky, W., *Entwicklung des Sterlets*. (Russisch.) 2 Teile. *Verh. der naturf. Gesellsch. zu Kasan* 1878 u. 79.
169. Sanktis, Leone de, *Embriogenia degli organi elettrici delle Torpedini et degli org. pseudo-elettrici delle Raie*. Napoli 1872.
170. Sarasin, P. u. F., *Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon*. Wiesbaden 1890. Bd. II, Heft I u. IV.
171. Schenk, S. L., *Die Kiemenfäden der Knorpelfische während der Entwicklung*. Sitzb. der kgl. Akad. d. W. in Wien, Bd. LXXI, III. Abt., Jahrg. 1875, Februarheft.
172. Schneider, A., *Beiträge zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere*. Berlin 1879.
173. — *Über die Flossen der Dipnoi und die Systematik von Lepidosiren und Protopterus*. *Zool. Anz.* 1886, Nr. 231.
174. Schreiber, E., *Herpetologia europaea*. Braunschweig 1875.
175. Schreibers, C., *A Historical and anatomical description of Proteus anguinus* (Laur.). *Philos. trans.* 1801.
176. — v., *Über die Entwick. der beiden Arten von Erdsalamandern*. *Naturw. Anz. der allgem. schweizer Ges. für die ges. Naturwiss.* (Herg. von Meissner.) II. Jahrg. Aarau 1819, pag. 54.
177. — *Über die spezifische Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erdsalamanders*. *Isis* 1833, pag. 528—533.
178. — *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Batrachier*. *Arch. für mikr. Anatomie*, Bd. XXIII, 1884.
179. Selenka, E., *Der embryonale Exkretionsapparat des kiemenlosen Hylodes martinicensis*. *Sitzungsb. der Berl. Akad.* 1882, pag. 117 ff.
180. Semon, R., *Die äussere Entwicklung des Ceratodus Fosteri*. (Abdruck aus Semon: *Zool. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel*.) Jena 1893.
181. Siebold, v., *Observationes quaedam de Salamandris et Tritonibus*. I.-D., Berlin 1828.
182. Smith, H., *Oviposition and nursing of Dendrobates*. *American Naturalist* 1887, Bd. XXI, pag. 307 ff.
183. Spallanzani, M. L. Abbé, *Expériences pour servir à l'histoire de la génération des animaux et des plantes*. Genève 1785.



184. Spengel, J. W., Die Fortpflanzung des *Rhinoderma Darwinii*. Nach dem Spanischen des Jimenez de la Espada. Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. XXIX, 1877.
185. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. II. Auflage. Berlin 1854. a) Bd. I: Fische. b) Bd. II: Amphibien.
186. Steindachner, F., *Polypterus Lapradei* und *Polypterus Senegalus*. Sitzungsber. der Wiener Akad. Math.-Naturw. Klasse, Bd. LX, Abt. I, Jahrg. 1869, pag. 103 ff.
187. Steinheim, S. L., Die Entwicklung der Frösche. Hamburg 1820.
188. Strauch, Revision der Salamandridengattungen. Mémoires de l'Académie impériale des Sciences de Saint-Petersbourg, VII. Sér., Vol. XVI, 1871.
189. Swammerdam, J., *Biblia naturae* 1738 (cit. nach 123).
190. Thompson, A., Über die Entwicklung des Gefäßsystems in dem Fötus der Wirbeltiere. Teil II. *Frorieps Notizen* 1833, Januar, Nr. 767 (Bd. XXXV, Nr. 19).
191. Tourneville, A., Description d'un nouveau Batracien. Bulletin de la soc. zool. de France, Bd. IV, 1879, pag. 69—87.
192. Vaillant, Léon, Mémoire pour servir à l'histoire anatomique de la Sirène lacertine. Annales des sciences naturelles. IV. Sér.: Zool. Tome XIX, 1863.
193. — Sur la ponte du *Pleurodeles Waltlii*. Comptes rendues, Bd. 91. Paris 1880, pag. 127 f.
194. Velasco, S. M., Anotaciones y observaciones ad trabajo del S. D. A. Weismann sobre la transformacion del Ajolote mexicano en *Amblystoma*. La Naturaleza. Periodico científico de la sociedad mexicana de historia natural., 1880, Bd. V (cit. nach 155). Mitteilungen aus diesem Aufsatz von W. Spengel in: *Biol. Centralblatt*, Bd. II, pag. 80 ff.
195. Virchow, H., Vortrag über die Spritzlochkieme der Selachier. *Verh. der phys. Ges.*, Berlin, 15. Nov. 1889.
196. Vogt, C., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte. Solothurn 1842.
197. — und Yung, E., Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. II, Lieferung VI—XII, 1890—93.
198. Weinland, D. Fr., Über den Beutelfrosch. *Müllers Archiv*, 1854.
199. Weismann, A., Über die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein *Amblystoma*. *Zeitschr. für wissensch. Zoologie*. Supplementband zu Bd. XXV, 1875.
200. Whitney, V. U., On the changes which accompany the metamorphosis of the Tadpole. *Trans. Roy. micr. Soc. New Series*, Bd. XV, 1867.
201. Wiedersheim, R., *Salamandrina perspicillata* und *Geotriton fuscus*. Genua 1875.
202. — Über die Neubildung der Kiemen bei Siren lacertina. *Morpholog. Jahrbuch*, Bd. III, 1877, pag. 630 ff.
203. — Morphologische Studien. Heft I. Jena 1880. III. Skelett und Nervensystem von *Lepidosiren annectens*.

204. Wiedersheim, R., Zur Biologie des Protopterus. Anatomischer Anzeiger, II. Jahrg., 1887, pag. 707 ff.
205. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Proteus anguineus*. Arch. für mikr. Anat., Bd. XXXV, 1890.
206. — Beitr. zur Entwicklungsgesch. von *Salam. atra*. Ebenda, Bd. XXXVI.
207. — a) Grundriss der vergl. Anatomie der Wirbeltiere. III. Aufl. Jena 1893.  
b) Lehrbuch.
208. Wilder, G. B., The branchiae of the embryo *Pipa*. American Naturalist, Bd. XI, 1877, pag. 491 f.
209. — H. H., A contribution to the anatomy of *Siren lacertina*. Zool. Jahrb., IV. Abt., für Anat. u. Ontogenie, 1891.
210. — Lungenlose Salamandriden. Anat. Anz., Bd. IX, Nr. 7. (Vergl. auch den ebendasselbst figurirenden Artikel von Camerano).
211. Wurffbain, J. P., Salamandrologia h. e. descriptio Historico-Philologico-Philosophico-Medica Salamandrae, quae vulgo in igne vivere creditur. Norimbergae 1683.
212. Wyman, Jeffries, Observations on the development of the „Surinam Toad“. Amer. Journ. of Science and Arts. Sec. Ser., Bd. XVII, 1854.
213. — The larvae of *Dactylethra capensis*. Proc. Boston Soc. of Nat. Hist., Vol. IX, 1865, pag. 155 f.
214. Zeller, E., Über die Fortpflanzung des *Prot. anguineus*. Jahreshefte des Vereins für vaterl. Naturk. in Württemberg, Jahrgang 45, 1889.

# Verzeichnis der Abbildungen.

Tafel IX—XII.

*k* = Kieme.

1. Kopf eines Carchariasembryo nach Leuckart: 110, Taf. II, Fig. I.
  2. Torpedoembryo nach de Sanktis: 169, Taf. 1, No. 9.
  3. Chimaeraembryo nach Cope: 41, Taf. XV, Fig. 2.
  4. Kopf eines Acipenserembryo nach Salensky: 168, Taf. X, Fig. 91.
  5. Kopf eines jungen Polypterus Lapradei nach Steindachner: 186.
  6. Äussere Kiemendeckelkieme von Polypterus.
  7. Kopf eines jungen Calamoichthys.
  8. Äussere Kiemendeckelkieme von Calamoichthys.
  9. Äussere Kiemen von Protopterus: Aussenseite.
  10. Äussere Kiemen von Protopterus: Innenseite.
  11. Kopf eines Ceratodusembryo mit noch nicht vom Operculum bedeckten Kiemen nach Semon: 180, Taf. VII, Fig. 46.
  12. Ei von Amphiuma mit kimentragendem Embryo nach Hay: 70, pag. 318.
  13. Larve von Cryptobranchus nach Sarasin: 170, pag. 30.
  14. Kieme von Ichthyophis.
  15. Typhlonectesembryo nach Sarasin: 170, pag. 26.
  16. Tritonkieme: Typus I.
  17. Tritonkieme: Typus II.
  18. Kieme einer im Uterus befindlichen Larve von Salamandra maculosa.
  19. Kieme von Salamandra atra.
  20. Kopf einer Larve von Salamandra atra mit neugebildeten Kiemen nach v. Chauvin: 33, Taf. XXII, Fig. III.
  21. Kieme von Desmognathus fusca.
  22. Larve von Salamandrina perspicillata (nach einer Zeichnung von Wiedersheim).
  23. Kopf einer Larve von Chondrotus tenebrosus nach Cope: 40, pag. 24, Fig. 9.
  24. Axolotlkieme I.
  25. Kieme von Menobranchus.
  26. Kopf von Necturus punctatus nach Cope: 40, pag. 27, Fig. 1.
  27. Kieme von Proteus.
  28. Kopf von Siren nach Cope: 40, pag. 226, Fig. 1.
  29. Degenerierte Sirenkieme.
  30. Kopf von Pseudobranchus nach Cope: 40, pag. 231, Fig. 3.
  31. Kieme von Rana temporaria.
  32. Kieme von Alytes.
  33. Kopf eines Notodelphysembryo nach Weinland: 198, Taf. XVIII, Fig. 5.
  34. Embryo von Pipa nach Wyman: 212, pag. 370, Fig. 2.
-

# ANATOMISCHE HEFTE.

REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

## ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

**FR. MERKEL,**

UND

**R. BONNET,**

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN.

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GIESSEN

ERSTE ABTHEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

XV. HEFT (V. BAND, HEFT II).

MIT 10 TAFELN.

---

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1895.



---

Das Recht der Übersetzung bleibt vorbehalten.

AUS DEM K. K. ANATOMISCHEN INSTITUT ZU WIEN.

ZUR ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DER

ARTERIEN DES VORDERARMES.

(II. THEIL.)

VON

PROF. DR. E. ZUCKERKANDL,

WIEN.

*Mit 28 Abbildungen auf Taf. XIII/XIV.*



Die Untersuchung der Vorderarmarterien der Säugetiere und des Menschen hat ergeben, dass die Arteria brachialis mit ihrer Vorderarm-Fortsetzung, der Interossea, das primäre Stammgefäß des Armes bildet, während die Radialis, die Ulnaris und die Mediana bloss sekundäre Äste derselben darstellen. Die Interossea behält ihre ursprüngliche Bedeutung nicht bei; sie ist anfänglich das Hauptgefäß der Hand, da aber ihre distale Verästelung sich teils zurückbildet, teils an andere Arterien übergeht, wird das Gefäß schwächer und tritt in Bezug auf sein Kaliber gegenüber den später sich ausbildenden Stammarterien des Vorderarmes stark zurück.

Der Umstand, dass in frühen Stadien der Entwicklung die Interossea ein ausgedehnteres Verzweigungsgebiet umfasst als später, erforderte eine Erklärung und ich wandte mich, in Betracht dessen, dass andere Deutungsversuche kein günstiges Resultat ergeben wollten, der Untersuchung der Vorderarmarterien bei niederen Vertebratenformen zu. Mit dieser Methode glaube ich nun zu befriedigenden Ergebnissen gelangt zu sein, die ich im folgenden der Veröffentlichung übermittle.

### Reptilien.

Über die Gefäße der vorderen Extremität bei den Reptilien liegen Angaben von G. Cuvier<sup>1)</sup>, Bojanus<sup>2)</sup>, J. F. Meckel<sup>3)</sup>, A. Corti<sup>4)</sup> und J. G. Mackay<sup>5)</sup> vor.

---

1) Lecons. d Anatomie. T. VI.

2) Anat. testudinis europ. Vilnae 1819.

3) System der vergleich. Anat. Bd. 5. Halle 1831.

4) De systemate vasorum Psammosauri grisei. Vindobonae 1847.

5) The arterial System of the Chamaeleon. Memoirs and Memoranda in Anatomy. Vol. I. London 1889.



Wie Meckel angiebt, spaltet sich die *Arteria brachialis* etwas unterhalb der Mitte des Oberarmes in zwei Äste, von denen der eine, etwas grössere, an der Beugefläche bleibt, ohne bedeutende Zweige abzugeben, der kleinere teils die Beugemuskeln des Vorderarmes versieht, teils sich oben um die Speiche auf die Streckfläche des Vorderarmes schlägt, aber bald wieder an die Beugefläche gelangt und neben dem ersten bis zur Hand verläuft. Der erste Ast ist oberflächliche Arm- und Speichenpulsader, der zweite tiefe Arm- und Ellbogenpulsader.

Cuvier lässt die *Arteria brachialis*, nachdem sie in der *Plica cubiti* eine *Interossea* abgegeben, welche auf die dorsale Seite des Vorderarmes übertritt, in eine *Radialis* und eine *Ulnaris* zerfallen.

Nach Corti zerfällt der Ellbogenanteil der *Arteria brachialis* in die *Arteria ulnaris* und *radialis*. Erstere entspringt oberhalb des *Condylus externus humeri* und giebt nebst anderen Zweigen eine *Recurrans*, sowie die „*Ulnaris stricte sic dicta*“ ab. Diese letztere verläuft zwischen *Radialis internus* und *Radialis internus accessorius* gegen die äussere Seite des Unterarmes und endigt als laterale *Digitalis* des Daumens.

Die *Radialis* bildet die Fortsetzung der *Brachialis* und ist für die dorsale Seite des Vorderarmes und der Hand bestimmt; sie tritt oberhalb des *Pronator quadratus* zwischen *Radius* und *Ulna* von der volaren Seite auf die dorsale über und erreicht den Handrücken, wo sie sich in vier *Arteriae digitales communes* teilt. Die grösseren Zweige der *Radialis* bezeichnet Corti als *Interossea*.

Wie ungeschickt die Terminologie Cortis ist, geht daraus hervor, dass er einerseits eine Arterie, deren Endast sich am Daumen ramifiziert *Ulnaris* nennt und andererseits die *Radialis* auf der dorsalen Seite des Unterarmes lagern lässt. Richtiger sind die Bezeichnungen, die Bojanus in seiner *Anatomie der Schildkröte* für die Armgefässe gewählt hat. Nach diesem For-

schers spaltet sich die Brachialis entsprechend der Plica cubiti in eine Ulnaris und eine Interossea. Erstere zieht bedeckt von dem Pronator teres und anderen Muskeln in die Vola manus hinein, um daselbst den Arcus volaris zu formieren. Die Interossea durchsetzt unmittelbar unterhalb des Ellbogenbuges das Interstitium zwischen Radius und Ulna, passiert den Vorderarm seiner ganzen Länge nach und löst sich am Handrücken in die Arteriae metacarpeae dorsales auf.

Mackay lässt das Hauptgefäss des Vorderarmes dorsalwärts verlaufen und nennt es Interossea posterior.

Ich schliesse mich der Nomenklatur Bojanus an und werde von nun an die an der Rückseite des Unterarmes verlaufende Fortsetzung der Brachialis als Arteria interossea bezeichnen. Die Berechtigung hiefür wird sich aus später folgenden Angaben von selbst ergeben.

Ich gehe nun zu dem kasuistischen Teile der Arbeit über, der die Beschreibung der Armarterien von *Hatteria*, *Lacerta ocellata*, *viridis* und *agilis*, *Varanus niloticus*, *Alligator lucius*, *Uromastix spinipes*, *Chamaeleon*, *Zonurus griseus*, *Macroscincus coctaei* und *Testudo graeca* enthält. Hinsichtlich der Beschreibung habe ich, ausgenommen bei *Hatteria*, dessen Gefässsystem noch wenig gekannt ist, nur jene Arterien berücksichtigt, welche für unseren Gegenstand von Belang sind.

#### *Hatteria* (Taf. 13/14, Fig. 1—3).

Die Brachialis passiert den Canalis supracondyloideus internus<sup>1)</sup> (Taf. 13/14, Fig. 1 und 3). Ihre Vorderarm-Fortsetzung, die Interossea, schiebt sich unmittelbar unter dem Ellbogen-gelenke zwischen den beiden Unterarmknochen auf die dorsale Seite (Taf. 13/14, Fig. 1 und 2) und läuft, der hinteren Fläche des vom Handgelenke bis nahe an die Plica cubiti reichenden Pro-

<sup>1)</sup> Über diesen sowie über den Canalis supracondyloideus externus siehe M. Fürbringer, *Morphol. Jahrb.* Bd. 11.

nator quadratus angeschlossen, auf den Handrücken herab, um hier in ihre Endäste zu zerfallen (Taf. 13/14 Fig. 2 r. d.). Das geschilderte Gefäß bildet das arterielle Hauptrohr des Armes, von welchem die übrigen Arterien als Seitenäste abzweigen.

Interessant ist das Verhalten des Nervus medianus zu den Arterien des Armes (siehe Fig. 1). Dieser Nerv spaltet sich nämlich schon hoch oben am Oberarme in drei Äste.

Ein vorderer Ast (n. m.), der Nervus interosseus, versorgt den Biceps, liegt tiefer unten vor dem Canalis supracondyloideus, schickt am Vorderarme angelangt den Beugern Äste zu und tritt dann mit der Arteria interossea auf die dorsale Seite über, um fernerhin in ihrer Begleitung zu verbleiben (Taf. 13/14, Fig. 2). Wir haben es demnach hier mit einem Nerven zu thun, der dem Nervus musculo-cutaneus sowie einem Teile des Medianus entspricht.

Der zweite Ast, ich will ihn als Ramus posterior bezeichnen (Taf. 13/14, Fig. 1, n. m'), zieht anfänglich an der Innenseite, später an der vorderen Seite der Arteria brachialis herab, durchsetzt mit ihr den Canalis supracondyloideus und verschwindet in der Flexorengruppe des Vorderarmes.

Der dritte Ast des Medianus (n. u.) verhält sich wie der Nervus ulnaris bei höheren Vertebraten.

Äste der Arteria brachialis. Vor dem Eintritte in den Canalis supracondyloideus zweigen von der Brachialis ab:

- a) Die Profunda brachii,
- b) eine Arteria bicipitalis und
- c) eine Collateralis ulnaris.

Die Profunda brachii verläuft typisch mit dem Nervus radialis, versorgt den Triceps und zieht als Collateralis radialis gegen den Ellbogen herab. Sie entsendet hier einige Rami articulares und anastomosiert mit einem aufsteigenden Zweige der Interossea (Taf. 13/14, Fig. 2e.). Bemerkenswert

erscheint, dass der Nervus radialis samt der Begleitarterie einen Canalis supracondyloideus externus zum Durchtritte benützt (Taf. 13/14, Fig. 3, n. r.).

Die Arteria bicipitalis geht unterhalb der Profunda ab und dringt neben einem Aste des Medianus in den Biceps ein. Die Collateralis ulnaris (Fig. 1, c. u.) entspringt knapp oberhalb des Canalis supracondyloideus und verläuft mit dem Ramus ulnaris des Medianus herab; sie anastomosiert mit der Interossea und mit der Ulnaris.

Unterhalb des Canalis supracondyloideus entsendet die Brachialis zwei Zweige, die ich Radialis und Ulnaris nennen will, da sie höchst wahrscheinlich (wenigstens teilweise) den gleichnamigen Gefässen der Säugetiere entsprechen.

Radialis (Taf. 13/14, Fig. 1 r.). Das Anfangsstück derselben, welches eine Recurrens abschickt, liegt auf der Ellbogengelenkscapsel, das Mittelstück im Sulcus radialis; das Endstück wird vor dem Carpus oberflächlich und ramifiziert sich zweigespalten am ersten Finger.

Die Ulnaris (Taf. 13/14, Fig. 1, u.) entbindet sich ein wenig tiefer als die vorige Arterie, dringt unter dem Pronator in die Tiefe und verläuft distal neben dem Nervus ulnaris zum Handgelenk. Hier spaltet sie sich in einen Ramus volaris und einen Ramus dorsalis. Der letztere tritt unter dem Ansätze des Musculus ulnaris internus auf das Dorsum manus über, anastomosiert mit nachbarlichen Arterien und verzweigt sich am fünften Finger bis gegen dessen Spitze. Der Ramus volaris (Taf. 13/14, Fig. 1, r. v.) begiebt sich in Begleitung des Nervus ulnaris in die Tiefe der Palma und bildet daselbst mit einem Aste der Interossea den Arcus volaris profundus. Nerv und Arterie verzweigen sich vorwiegend in den Muskeln der Palma.

Nach Abgabe der beschriebenen zwei Arterien des Vorderarmes tritt die Fortsetzung der Brachialis als Interossea mit dem Ramus interosseus des Medianus zwischen Radius und Ulna



durch und zieht, mehrere volarwärts gerichtete Muskeläste abgebend, an der dorsalen Seite des Pronator quadratus herab (Taf. 13/14, Fig. 2, i.). Von dem Mittelstücke der Interossea zweigt dorsal eine Arterie (*Arteria interossea externa*) ab, die sich alsbald in einen Ramus ascendens und einen Ramus descendens gabelt, (Taf. 13/14, Fig. 2, e.), welche beide sich dem Dorsalaste des Nervus radialis anschließen. Der aufsteigende Ast liefert mehrere Gelenksarterien sowie einige Rami musculares für die Strecker und anastomosiert mit der *Collateralis radialis* und *Collateralis ulnaris*. Der Ramus descendens giebt gleichfalls einige Muskeläste ab und gelangt auf den Handrücken, um in den Arcus dorsalis zu inoskulieren (siehe Fig. 2).

Die Interossea selbst bettet sich am distalen Ende des Vorderarmes in eine zwischen den unteren Epiphysen der beiden Knochen befindliche Rinne, setzt aber hierauf nicht schlechthin über den Handrücken hinweg, sondern bettet sich, indem sie von dem Intermedium bedeckt wird, eine Strecke weit in den Carpus ein (Taf. 13/14, Fig. 2, M.), um am distalen Ende des Intermedium wieder auf die Handrückenoberfläche zu gelangen. Das intracarpale Stück der Interossea beschreibt einen Bogen, dessen Konvexität an der volaren Seite des Carpus sichtbar wird (Fig. 1, r. d.) und hier einen schwachen Ramus volaris abzweigen lässt, der sich in einen medialen und einen lateralen Ast spaltet; in den ersteren inoskuliert die *Arteria ulnaris* (Fig. 1, r. v.).

Der Nervus interosseus begleitet die gleichnamige Arterie auf dem Wege durch den Carpus eine Strecke weit, separiert sich aber bald von derselben und dringt mit dem Ramus volaris in die tiefliegende Muskulatur der Vola manus ein.

Sowie der Stamm der Interossea den Carpalspalt verlassen hat und am Handrücken angelangt ist, zieht er in der Richtung gegen den III. Metacarpus weiter, und teilt sich an dessen Basis in zwei annäherungsweise quer verlaufende Äste, die sich ihrerseits wieder in je zwei *Arteriae metacarpeae* gabeln.



Jede Metacarpea zerfällt in der entsprechenden Interdigitalfalte in zwei volar neben den Sehnen herabziehende Fingerarterien, die an der Mittelphalange durch quere Verbindungen untereinander verknüpft sind.

### Resumé.

a) Die Interossea bildet das Hauptgefäß des Vorderarmes und der Hand.

b) An der Hand ist die dorsale Arterienverzweigung die stärkere; von ihr gehen die Fingerarterien ab.

c) Von der Radialis dürfte das in der Radialrinne gelegene Stück, von der Ulnaris die dem Nerven angeschlossene Partie dem gleichnamigen Gefässe bei den Säugetieren entsprechen.

d) Der Nervus radialis sowie der Ramus ulnaris des Medianus verlaufen typisch; der Nervus interosseus vom Medianus befindet sich grösstenteils auf der Dorsalseite des Pronator quadratus, kehrt aber mit seinem distalen Ende auf die volare Seite zurück.

### Alligator lucius.

Die Brachialis liegt in typischer Weise zum Nervus medianus und giebt am Oberarme folgende Äste ab:

a) An Stelle der Profunda brachii einen schwachen Muskelast für den inneren Kopf des Triceps. Eine zweite Profunda entspringt gemeinsam mit der Circumflexa humeri posterior.

b) Eine Arteria bicipitalis.

c) Eine Arteria collateralis ulnaris, die in Begleitung des Nervus ulnaris, stets oberflächlich bleibend, bis auf den Handrücken herabreicht.

d) Eine Arteria collateralis, die neben der vorigen entspringend, unter dem Brachialis internus der Radialrinne zusteuert und dem Nervus radialis bis in die Fingerstrecker hinein folgt.

Im Ellbogenbuge gehen aus der Brachialis eine Ulnaris, eine Radialis und drei lange Muskelarterien hervor.

Die Ulnaris schickt proximal eine Recurrens ab, zieht, bedeckt von dem gleichnamigen Muskel, gegen die distale Radiusepiphyse herab, anastomosiert mit einer aus der Tiefe kommenden, dem ersten Finger angehörenden Arterie und begleitet hierauf, ähnlich wie die Mediana der Säugetiere, einen oberflächlichen Zweig des Medianus in die Hohlhand hinein.

Die Speichenschlagader bettet sich in den Sulcus radialis, entsendet eine Recurrens und endigt an der dorsalen Seite des ersten Fingers als Digitalis, nachdem sie vorher noch mit einer aus der Tiefe kommenden Arterie eine Anastomose eingegangen ist. In Begleitung der Radialis befindet sich ein Ast des Nervus medianus.

Von den drei Muskelarterien lagert die eine in der Radialrinne, die zweite in dem Spalt zwischen Pronator teres und Radialis internus, die dritte zwischen Pronator quadratus und Flexor digitorum.

Nach Abgabe der angeführten Äste tritt die Fortsetzung der Brachialis, die Interossea, auf die dorsale Seite des Pronator quadratus über, entsendet den Ramus interosseus externus samt einer Recurrens zum Rete cubiti, liefert ferner eine Reihe von Muskelästen, dann am distalen Ende des Vorderarmes einen starken Volarast (Taf. 13/14 Fig. 4 und 5 r. v.) und gewinnt schliesslich den Handrücken, wo sie gegen den vierten Metacarpalraum verläuft. Hier spaltet sie sich zunächst in zwei Äste, in einen ulnaren und einen radialen; ersterer wird zur vierten Metacarpea, letzterer giebt die zweite und dritte Metacarpea ab und anastomosiert mit einem Zweige des Ramus volaris der Interossea. Dieses Gefäss gleicht in seinem Verlaufe dem Ramus volaris der Interossea bei Hatteria. Die Arterie wendet sich nämlich am distalen Rande des Pronator quadratus von der dorsalen auf die volare Seite der Handwurzel, anastomosiert hier mit den Arterien des Vorderarmes und entsendet mehrere Zweige gegen die Tiefe der Vola manus, dringt aber dann durch die grosse Lücke zwischen dem Radiale und dem Ulnare auf den Handrücken

empor. In der Palma zweigt von der Arteria perforans die Metacarpea volaris IV ab, von welcher ein zwischen Ulnare und Pisiforme gebetteter Ast die dorsale Fläche des fünften Fingers erreicht. Sämtliche Arteriae metacarpeae lagern sich in die Interstitia metacarpea und spalten sich in weiterem Zuge in die Arteriae digitales, die distal an den Volarseiten der Finger untergebracht sind.

Der Ramus volaris (Taf. 13/14 Fig. 4 und 5) verläuft im Bogen vor den Handwurzelknochen der ersten Reihe und giebt ab:

a) Einen radialen Zweig der sich um das Radiale dorsalwärts schlägt und mit der Interossea und der Radialis Verbindungen eingeht.

b) Einen Ramus ascendens zur Anastomose mit den zwischen den Vorderarmmuskeln verlaufenden Arterien, endlich

c) Eine Arterie für die ulnare Seite des fünften Fingers.

Der Plexus brachialis spaltet sich in zwei Hauptstämme, in einen volaren und einen dorsalen; ersterer begreift den Medianus, Ulnaris und Musculocutaneus in sich, letzterer stellt den Radialis und Axillaris dar.

Der Medianus spaltet sich in zwei Äste, in einen oberflächlichen, der von einer Arterie begleitet wird und einen tiefliegenden Ast, welcher nach Abgabe von zwei langen Muskelzweigen sich als Interosseus (?) fortsetzt. Der oberflächliche Ast begleitet die Arteria ulnaris und verbindet sich oben am Vorderarme mit einem Zweige des gleichfalls superficial gelegenen Ulnaris, welcher (Zweig) zwischen Musculus ulnaris internus und Flexor digitorum den Weg nimmt. Am Carpus angelangt spaltet sich diese Nervenkombination in einen lateralen und einen medialen Zweig, von welchen der letztere, deutlich erkennbar, die Ulnarisbündel enthält. Dieser geht zu den tiefen Muskeln der Vola, während der radiale Zweig Fingernerven absendet.

Der fragliche Nervus interosseus verläuft nicht mit der gleichnamigen Arterie, sondern verbleibt an der volaren Seite des Pronator quadratus; er perforiert den Daumenballen, tritt in die Tiefe der Vola und anastomosiert im Interstitium metacarpeum primum mit einem Nerven des zweiten Fingers.

Der Musculocutaneus wird durch drei Zweigchen des Medianus repräsentiert, von welchen zwei in den Biceps eindringen, der dritte sich an den Brachialis internus verteilt.

Der Ulnaris löst sich schon im Bereiche des Schultergelenkes von dem Medianus ab.

Der Nervus radialis verläuft wie beim Menschen aber versorgt auch Muskeln des Handrückens mit Zweigen.

Der Axillaris enthält noch Elemente des Radialis, da er starke Zweige an den äusseren Kopf des Triceps abgibt.

Alligator unterscheidet sich demnach von den bisher beschriebenen Reptilien dadurch, dass seine Arteria interossea nicht von dem gleichnamigen Nerven begleitet wird.

#### Varanus niloticus.

An dieser mangelhaft injiziert gewesenen Echse vermochte ich in Bezug auf die Arterien nur festzustellen, dass der Verlauf der Brachialis und der Interossea sich gerade so verhielt, wie beim Alligator. Der Nervus medianus spaltete sich am Ellbogengelenke in zwei fast gleichstarke Äste. Der ulnare verzweigte sich in den Fingerbeugern und benahm sich genau so wie der Nervus ulnaris; sein distales Stück zog in Begleitung einer in der Plica abzweigenden Arteria ulnaris gegen die Tiefe der Vola. Der radiale Ast des Medianus, der Nervus interosseus, begleitete die gleichnamige Arterie und entband sich seinerseits abermals in zwei Äste, von welchen einer sich in die Vola, der andere auf den Handrücken begab; der eigentliche Nervus ulnaris stieg als feiner Zweig am Vorderarm herab.

Der Nervus radialis genügte bloss für den Triceps.

*Uromastix spinipes.*

Der Nervus medianus liegt proximal an der inneren, distal an der vorderen Seite der Arteria brachialis, welche am Oberarme nachstehende Astfolge entwickelt:

- a) Eine Profunda,
- b) „ Arteria bicipitalis,
- c) „ „ collateralis radialis,
- d) „ „ cubiti transversa, die vor der distalen Humerusepiphyse und bedeckt von den Beugern des Ellbogengelenkes lagert und in die Strecker eindringt (ein Gefäß, welches ich auch bei anderen Reptilien gefunden habe),
- e) eine Ulnaris, die mit dem oberflächlichen Aste des Medianus verläuft.

Die Radialis war nicht injiziert, die Fortsetzung der Brachialis zieht als Interossea nach Abgabe einer zwischen die Fingerstrecker eingeschobenen Interossea externa, mit dem gleichnamigen Aste des Medianus an der dorsalen Seite des Pronator quadratus herab und teilt sich am Handrücken in vier Arteriae metacarpeae, die sich als Fingerarterien weiter verzweigen.

Der Nervus interosseus zerfällt in einen volaren und einen dorsalen Zweig, von welchen der letztere auch die Muskulatur am Handrücken versorgt. Der Ulnaris löst sich schon hoch oben von dem Medianus ab. Der Radialis ist nur für den Triceps bestimmt. —

Bei *Macroscincus coctaei* und *Zonurus griseus* verläuft die Arteria interossea ihrer ganzen Länge nach, demnach auch am Carpus, oberflächlich.

*Lacerta ocellata* (Taf. 13/14, Fig. 6).

Die Brachialis hält zum Medianus, der nicht wie bei *Hatteria* in zwei Stämme gespalten ist, die typische Lagebeziehung ein.



Ihre distale Fortsetzung, die Interossea, geht zwischen den proximalen Enden der Vorderarmknochen auf die dorsale Seite des Pronator quadratus über und spaltet sich am Handrücken, entsprechend der Basis des dritten Metacarpus, in vier Arteriae metacarpeae, aus welchen dann die Arteriae digitales hervorkommen. Die Interossea wird von dem Ramus interosseus des Medianus begleitet.

Im Ellbogenbuge zweigen von der Armschlagader ab:

a) Ein Truncus communis für eine Recurrens ulnaris und für eine Arterie, die bedeckt von dem Musculus ulnaris gegen den Carpus verläuft. Ferner ein Gefäß, welches unterhalb des Pronator teres gelegen und tiefer unten auf den Fingerbeugern ruhend, diagonal den Vorderarm kreuzt, um die distale Radiusepiphyse zu erreichen.

b) Unterhalb des bezeichneten Truncus communis eine Arterie, die man wohl als Radialis bezeichnen darf, da sie in der Radialrinne lagert.

Die Arteria interossea entsendet mehrere Rami musculares, unter welchen sich hoch oben ein typischer, mit unserer Interossea externa korrespondierender Ramus dorsalis befindet (Fig. 6). Bevor die Interossea den Handrücken gewinnt, schickt sie einen schwachen Ramus volaris zum tiefliegenden Bogen der Palma.

Der Nervus interosseus (Fig. 6, n. i.) gabelt sich in zwei Zweige; der eine verläuft mit der eben beschriebenen Arterie in die Hohlhand (Fig. 6, v.), während sich der zweite (Fig. 6, d.) auf dem Handrücken ramifiziert.

Der Nervus ulnaris ist stark und verläuft typisch.

Der Nervus radialis ist schwach und erschöpft sich am Triceps.

*Lacerta viridis* (Taf. 13/14, Fig. 7 bis 11).

Ich habe zwei Exemplare untersucht und mich überzeugt, dass der Verlauf der Arteria interossea variieren kann. In einem Falle

(Fig. 7) schritt das bezeichnete Gefäss oberflächlich über den Carpusrücken hinweg, im anderen (Fig. 8) war es teilweise von einem radialwärts ausgreifenden Fortsatze des Ulnare (Fig. 8 und 9) überdeckt. An der volaren Fläche des Fortsatzes (Fig. 10 a) befand sich eine Rinne für die Arteria interossea. An der vorderen Extremität, deren Interossea auch an der Handwurzel oberflächlich verlief, lag das äusserst verkümmerte Intermedium palmar von der Arterie, wie dies G. Born<sup>1)</sup> beschrieb, als Kern eines Bandes ohne jedwede Artikulation mit den nachbarlichen Knochen (Fig. 11).

#### *Lacerta agilis* (Taf. 13/14, Fig. 15—19).

Die Interossea verläuft am Unterarme wie bei den anderen Eidechsen, am Carpus jedoch wird ein kurzes Stück derselben von dem Intermedium überdeckt. Distal von diesem wird es eine kurze Strecke weit von einer ausspringenden Ecke des Ulnare überlagert.

Ich habe acht Exemplare (16 Extremitäten) untersucht und an allen die Deckung der Arterie verzeichnen können. Allerdings war dieselbe in einzelnen Fällen unbedeutend.

Der Nervus interosseus spaltet sich in einen Ramus volaris und einen Ramus dorsalis.

#### *Chamaeleon*.

Der Nervus medianus lagert vor der Arteria brachialis, die der Reihe nach folgende Äste abgiebt:

- a) Eine Profunda,
- b) „ Bicipitalis,
- c) „ Collateralis ulnaris,
- d) „ Ulnaris und endlich
- e) „ Radialis.

<sup>1)</sup> Der Carpus und Tarsus der Saurier. Morph. Jahrb., Bd. II, 1876.

Die beiden letzteren waren nicht vollkommen injiziert, so dass ich über ihre Endverzweigung nichts aussagen kann. Proximal giebt jede eine *Recurrans* ab. Die Fortsetzung der *Brachialis*, die *Arteria interossea*, zieht in Begleitung des gleichnamigen Nerven an der Dorsalseite des *Pronator quadratus* auf den Handrücken herab, um in die *Arteriae metacarpeae* zu zerfallen.

Der *Nervus interosseus* spaltet sich in einen *Ramus dorsalis* und einen *Ramus volaris*.

Der oberflächliche Ast des *Medianus* verläuft mit der *Arteria ulnaris*, der tiefliegende schickt einen *Ramus comitans* der *Radialis* zu und wird selbst zum *Interosseus*.

Der *Nervus ulnaris* wird durch einen Ast des *Medianus* ersetzt.

Der *Nervus radialis* verzweigt sich in den Streckern des Ellbogengelenkes.

#### Schildkröte.

Meine Resultate stimmen mit jenen von Bojanus überein. Die *Brachialis* wird am Vorderarme zur *Interossea*, welche sich in der bisher beschriebenen Weise verhält. Sie entlässt in der *Plica cubiti* zwei Arterien, eine radiale, die in der gleichnamigen Rinne lagert und am lateralen Rande der Hand endigt und eine andere, auf dem *Pronator teres* ruhende, die eine *Recurrans ulnaris* abschickt und in die Fingerbeuger eindringt. Von der *Arteria interossea* entspringt an der typischen Stelle ein schwacher *Ramus volaris*. Der *Nervus interosseus* gelangt nach Bojanus nur zur *Vola*, doch konnte ich bei *Testudo mauritanica* auch einen Dorsalast beobachten.

#### Resumé.

1. Bei allen untersuchten Reptilien geht die *Arteria brachialis* am Vorderarme in eine *Arteria interossea* über, welche an der

dorsalen Seite des Pronator quadratus verläuft und sowohl für den Unterarm als auch für die Hand das arterielle Hauptgefäß darstellt. Ein Ramus volaris ist gewöhnlich vorhanden.

2. Alle übrigen grösseren wie kleineren Arterien sind als Seitenäste der Brachialis, beziehungsweise der Interossea anzusprechen.

3. Die Termini A. radialis und ulnaris für die laterale und mediale Längsarterie des Vorderarmes sind einigermaßen berechtigt. Die bezeichneten Gefäße unterscheiden sich wohl von den gleichnamigen Arterien der Säugetiere und des Menschen, aber Stücke derselben dürften mit solchen der Vorderarmarterien der Säuger und des Menschen homolog sein.

4. Eine Mediana fehlt, es sei denn, dass man den feinen Endast der Ulnaris, der beim Alligator eine Strecke weit den oberflächlichen Ast des Medianus begleitet, als solche deuten dürfte.

| Gattungen   | Nervus radialis                         | Nervus ulnaris                                                        | Nervus interosseus <sup>1)</sup>                          |
|-------------|-----------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|
| Hatteria    | typisch                                 | typisch                                                               | Der Dorsalast für die Hand fehlt                          |
| Alligator   | "                                       | Ist schwach, verläuft oberflächlich u. anastomosiert mit dem Medianus | fehlt; Ersatz an der volaren Seite des Pronator quadratus |
| Lacerta     | nur am Oberarme vorhanden               | typisch; ein Ast verläuft oberflächlich                               | Besitzt einen Ramus volaris und dorsalis manus            |
| Uromastix   | "                                       | Wird von einem Aste des Medianus substituiert                         | "                                                         |
| Chamäleon   | "                                       | An Stelle desselben findet sich ein Ast des Medianus                  | "                                                         |
| Varanus     | "                                       | Verläuft subkutan                                                     | Der Dorsalast für die Hand fehlt                          |
| Schildkröte | Erreicht nicht den Handrücken (Bojanus) | Gelangt bis auf den Handrücken (Bojanus)                              | Besitzt auch einen Dorsalast                              |

<sup>1)</sup> Der Handrückenast des Nervus interosseus beim Menschen scheint einem Teile dieses Nerven homolog zu sein.

5. Die Armnerven zeigen, ausgenommen den *Musculocutaneus*, der stets ein Zweig des *Medianus* ist, viererlei Varianten, und zwar findet sich:

- a) Der *Radialis*, der *Ulnaris* und der *Medianus* ähnlich wie bei den Säugetieren ausgebildet (*Hatteria*);
- b) der *Ulnaris* verläuft zum grösseren Anteil in der Bahn des *Nervus medianus* (*Alligator*);
- c) der *Radialis* erschöpft sich in den Muskeln des Vorderarmes (*Lacerta*);
- d) der *Ulnaris* verläuft am Vorderarme oberflächlich (*Varanus*).

Es ist demnach, wenn wir von *Hatteria* und vom *Alligator* absehen, vorwiegend die Bahn des *Medianus* entwickelt, da dieser nicht nur die gesamte ventrale Muskulatur des Armes beherrscht, sondern bei einzelnen auch noch beträchtliche Anteile (Vorderarm- und Handteil) des *Nervus radialis* enthält. Ähnliches scheint auch beim Menschen vorzukommen, da Sömmering<sup>1)</sup> und Weber angeben, „dass der *Ramus interosseus* des *N. medianus* manchmal verstärkt werde durch einen das *Lig. interosseum* durchbohrenden Zweig des *N. radialis*“.

Ich möchte nun die Frage erörtern, welcher Arterie der Säugetiere die axiale Vorderarmarterie der Reptilien homolog sei. Hierbei kommen die Lage der Arterie zu den umliegenden Nerven und Muskeln, sowie ihre Verzweigungsart und Entwicklung in Betracht.

Die Lage der *Arteria interossea* zu den Nerven anlangend zeigt sich, dass mit Ausnahme des *Alligators* bei allen untersuchten Reptilien die Arterie von einem Aste des *Medianus* begleitet wird, der sich ausschliesslich in der *Vola manus* oder auch am Handrücken verzweigt. Der *volare Ast*

<sup>1)</sup> Fr. Kaufmann, Die Varietäten der Nerven des Plexus brachialis. Inaug.-Diss., Giessen 1864.



verläuft mit dem Ramus volaris, der dorsale Ast mit dem Endstücke der Interossea selbst. Bojanus hat den volaren Ast dieses Nerven an der Schildkröte beschrieben und denselben Nervus interosseus genannt<sup>1)</sup>. Dem Alligator fehlt der Begleiternerv der Arteria interossea, dafür findet sich an der volaren Seite des Pronator quadratus ein Nerv, dessen End-Ramifikation der palmaren des Interosseus bei den übrigen Reptilien entspricht. Bei Hatteria tritt, wie wir gesehen haben, der Nervus interosseus in toto mit der Arteria interossea in die Vola manus ein, während er bei Varanus u. a. vorher einen starken Zweig für den Handrücken abschickt. Letzteres Verhalten scheint für jene Fälle Geltung zu haben, in welchen der Nervus radialis nicht bis auf die Hand herabreicht, sondern sich schon höher oben durch Astabgabe erschöpft. Solche Präparate erwecken demnach den Anschein, als innervierte der Medianus auch die Streckmuskeln des Vorderarmes und der Hand. Die Untersuchung der Wurzeln des Armgeflechtes widerlegt aber eine solche Annahme, denn es stellt sich heraus, dass auch hier die Beuger von dem Medianus, die Strecker vom Nervus radialis versorgt werden. Der Unterschied in beiden Fällen scheint eben nur der zu sein, dass in dem einen Falle die für den Vorderarm und den Handrücken bestimmten Radialisbündel ähnlich wie bei den Säugetieren in der Radialisbahn verbleiben, während sie in dem anderen Falle in den Medianus eintreten, um erst von diesem aus den Streckern zugeleitet zu werden. Innerviert der Radialis wie beim Alligator die gesamte Streckmuskulatur, dann bleibt aus der Hauptwurzel desselben der grössere Anteil in der Bahn dieses Nerven, versorgt dagegen der Medianus einen Teil der Streckmuskulatur, dann geht begreiflicherweise

---

<sup>1)</sup> Bojanus bildet auf Taf. 23, Fig. 104 seines Werkes diesen Ast des Medianus ab und lässt ihn von der dorsalen Seite wieder auf die volare zurückkehren. In der Regel soll ein Teil dieses Nerven von vorne herein palmar, ein anderer dorsal gelagert sein.

von der Hauptwurzel des Radialis die stärkere Partie in den Medianus über. Auf diese Weise erklärt sich die an sich paradoxe Erscheinung, dass der ventrale Armnerv Streckmuskeln versieht. In beiden Fällen werden die gleichen Muskelgruppen offenbar von homologen Rückenmarkssegmenten innerviert. Das geschilderte Verhalten beweist, dass bei einzelnen Reptilien die Streck- von den Beugenerven nicht geschieden sind, und hieraus folgt, dass der periphere Verlauf der Nerven für die Bestimmung von Muskelhomologien nur einen bedingten Wert besitzt. Ich stimme hierin vollständig W. Höfer<sup>1)</sup> zu, der für die Affen gezeigt hat, dass homologe Fasern in einem Falle im Ulnaris, in einem anderen im Medianus verlaufen können. Für die Homologie der Muskeln ist massgebend: die Innervation von gleichen Wurzelfasersystemen bzw. von gleichen Rückenmarkssegmenten.

Der Nervus interosseus der Reptilien enthält, wie wir gesehen haben, entweder bloss Medianusfasern, und dann biegt er sich, nachdem er vorher den Pronator quadratus innerviert hat, zur Palma, oder er führt auch Radialisbündel, in welchem Falle er auch dem Handrücken einen Ast zusendet und die Fingerstrecker mit Zweigen versorgt. Er entspricht also entweder ganz oder doch teilweise dem Nervus interosseus internus der Säugetiere, und somit gewinnt die Angabe, dass seine Begleitarterie der Interossea interna homolog sei, an Wahrscheinlichkeit.

Bei den Säugetieren wird bloss der von dem Pronator quadratus unbedeckt bleibende Anteil der Arteria interossea von dem Nervus interosseus begleitet. Im Bereiche dieses Muskels liegt der Nerv auf oder im Muskel, die Arterie typisch an seiner dorsalen Fläche. Beim Menschen schiebt sich das distale Stück des Nervus interosseus an der dorsalen Seite des

<sup>1)</sup> Vergl. anat. Studien ü. d. Nerven des Armes und der Hand bei den Affen u. dem Menschen. München 1892.

kurzen Pronator quadratus bis gegen dessen unteres Ende hinab und innerviert diesen Muskel, verhält sich demnach ganz ähnlich wie der Volarast des Interosseus bei den Reptilien, während die Arterie schon am oberen Rande des bezeichneten Muskels dorsalwärts durchbricht.

Aus dem verschiedenen Verhalten der Nerven bei manchen Säugern und bei den Reptilien könnte gefolgert werden, dass dieselben in beiden Fällen nicht homolog seien. Dem ist jedoch nicht so; es ist zu beachten, dass bei den Reptilien die Bahnen der peripheren Nerven weniger konstant als jene der Arterienhauptstämme sind. Es dürfte wohl Niemandem in den Sinn kommen, zu behaupten, die Arteriae interossee von Hatteria und Alligator seien nicht homolog, und doch verläuft das Gefäss in dem einen Falle mit dem Nerven, in dem anderen Falle ohne Begleitung desselben.

Hinsichtlich der Topik der Arteria interossea zu den Muskeln lässt sich dieselbe der Interossea interna der Säuger an die Seite stellen, da nur dieses Gefäss der dorsalen Seite des Pronator quadratus angeschlossen ist. Die Übereinstimmung demonstriert sich sehr deutlich, wenn man zum Vergleiche die Extremität des Hundes heranzieht, an welcher, ähnlich wie bei den Reptilien, der Pronator quadratus bis nahe an das Ellbogengelenk heranreicht. An die Interossea externa ist, ganz abgesehen von der Lage, nicht zu denken, da diese fast ausnahmslos eine untergeordnete Arterie bildet, welche selbst bei Bradypus bidactylus (siehe den Anhang), wo ein oberflächlicher Ast derselben am Dorsum manus ein grösseres Verzweigungsgebiet als sonst findet, sich nicht zu einem Hauptgefäss der Hand emporschwingt.

Auch liegt die Interossea externa nicht auf dem Pronator quadratus, sondern mehr oberflächlich, zwischen den beiden Schichten der Fingerstrecker.

Zudem spricht auch die Entwicklungsweise der Vorderarmarterien für die Homologie der Interossea der Reptilien mit jener der Säuger.

Die Brachialis der Reptilien samt ihrer Fortsetzung, der Interossea, entspricht nämlich einem primären Gefässtamme; man findet während ihrer Entwicklung nichts, was auf jene Metamorphosen hinwiese, denen wir bei der Bildung der Vorderarmarterien der Katze und des Kaninchens begegnet sind. Bei zehn Tage alten Embryonen von *Lacerta*, wo weder isolierte Finger noch eine Differenzierung der Skeletanlage beobachtet wird, liegt die axiale Vorderarmarterie in der Tiefe des Vorderarmes scheinbar mehr volar gelagert<sup>1)</sup>. Die axiale Arterie sendet proximal einen perforierenden Ast, die *Arteria interossea externa*, dorsalwärts und tritt selbst distal auf den Handrücken über, nachdem sie vorher noch einen *Ramus volaris* gegen die Hohlhand abgeschickt hat. Am 12. Tage, wo die Anlage des *Musculus pronator quadratus* schon deutlich zu erkennen ist, befindet sich das axiale Gefäß bereits in Begleitung des *Nervus interosseus* an der dorsalen Seite dieses Muskels; ähnlich verhält es sich bei *Lacerta*-embryonen vom 15. und den späteren Tagen, wo das Skelet schon verknorpelt ist (Taf. 13/14, Fig. 15—19).

Die axiale Vorderarmarterie der Reptilienembryonen ist offenbar der bei Säugetierföten vorkommenden homolog, und da bei ersteren weder von einer Rückbildung noch von dem Auftreten eines neuen axialen Gefäßes etwas zu bemerken ist, so muss man wohl annehmen, dass jene sich fortentwickelt und nicht wie beim Säugetier samt ihrer dorsalen Fortsetzung

---

1) Diese Lagerung wird vielleicht dadurch veranlasst, dass einerseits ein *Pronator quadratus* noch nicht vorhanden ist und andererseits die Skeletanlagen der Vorderarmknochen noch nicht differenziert sind.

eine Rückbildung erfährt, um neuen Gefässbahnen die Hauptzufuhr des Blutes zur Hand zu überlassen. Sind aber die axialen Arterien homolog, so ist die Annahme, dass ihre Derivate einander entsprechen. Postulat der logischen Konsequenz, und somit wäre auch entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen, dass die Arteriae interossea der Reptilien und Mammalien verwandte Gefässe darstellen.

Der aufgestellten Homologisierung widerspricht scheinbar die anatomische Thatsache, dass die Interossea der Reptilien an der dorsalen, jene der Säugetiere an der volaren Seite des Vorderarmes ihren Weg nimmt. Die dorsale Lage der Interossea bei den Reptilien wird aber nur vorgetäuscht, und zwar dadurch, dass eine strenge Scheidung zwischen der dorsalen und der volaren Region des Unterarmes infolge des Fehlens einer Membran nicht durchgeführt ist.

Makroskopisch betrachtet ist hinsichtlich der Homologie der tiefliegenden Vorderarmarterie nur die Topik der Arterie zur dorsalen Seite des Pronator quadratus von massgebender Bedeutung.

### **Geschwänzte Amphibien.**

Über die Vorderarmgefässe dieser Tiere berichtet hauptsächlich J. Hyrtl<sup>1)</sup>. Nach diesem Autor spaltet sich die Armarterie von *Cryptobranchus japonicus* unterhalb des Cubitus in zwei starke Muskelzweige und tritt selbst in das Interstitium interosseum ein, wo sie sich abermals in zwei Äste gabelt, deren Verlauf mit dem der Radialis und der Ulnaris nichts gemein haben sollen. Ein Ast, der neben der Ulna herabläuft, zieht durch eine Lücke zwischen Triquetrum und Pisiforme zum Handrücken, der zweite Ast verhält sich nach Hyrtl wie die Arteria interossea externa, gelangt auf den Handrücken und zieht gegen das erste Interstitium metacarpeum. Bei Sala-

<sup>1)</sup> *Cryptobranchus japonicus*. Vindobonae 1865. Siehe auch C. K. Hoffmann, Browns Klassen und Ordnungen der Amphibien. Bd. 6, 2. Abtl.



*mandra atra* und *maculata* weicht nur dieser Ast von dem Verhalten bei *Cryptobranchus* ab, während der andere, den Hyrtl mit der *Interossea externa* vergleicht, sich wie bei *Cryptobranchus* stellt. Bei *Proteus anguineus* ist die Arterie, welche sich auf die Rückenfläche der Hand begiebt, ein Ast der *Brachialis* selbst; derselbe durchbohrt unterhalb des Ellbogengelenkes das *Spatium interosseum*, um an der dorsalen Fläche des Vorderarmes gegen den Handrücken zu verlaufen. Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf die Extremitäten von *Cryptobranchus* und *Salamandra maculata*.

An dem *Cryptobranchus*, dessen Arterien wegen zu länger Konservierung in Alkohol nicht mehr injiziert werden konnten, habe ich gesehen, dass die Vorderarmfortsetzung der *Brachialis*, die *Interossea*, mit einem Aste des *Nervus medianus* zwischen *Radius* und *Ulna* auf die dorsale Seite übertrat und an der Hinterseite des *Pronator quadratus* gegen die Hand verlief. Der Nerv spaltete sich in einen *Ramus dorsalis* und einen *Ramus volaris*. Die *Interossea* verhielt sich im grossen ganzen so wie dies Hyrtl beschreibt. Der Stamm liegt am distalen Ende des Unterarmes in der Tiefe, überlagert von der Epiphyse der *Ulna*, passiert tiefer unten den Spalt zwischen *Intermedium* und *Ulnare*, (vornehmlich vom *Intermedium* überlagert), und gelangt erst an der zweiten Handwurzelreihe auf die Oberfläche des *Dorsum manus*, um sich typisch in die *Arteriae metacarpeae* aufzulösen.

*Salamandra maculosa* (Taf. 13/14, Fig. 12 u. 13).

Die *Arteria interossea* verläuft am Unterarme in typischer Weise. Am distalen Ende desselben, wo die Epiphysen der beiden Knochen bis zur Berührung aneinandergerückt sind, liegt die Arterie nicht mehr oberflächlich, sondern ist in der Fuge selbst enthalten. Hierauf passiert sie den *Carpus* an dessen volarer Seite, durchsetzt den Kanal des *Intermedio-ulnare*, wird nunmehr

oberflächlich und bildet nach gewöhnlicher Art den Arcus dorsalis.

### Ungeschwänzte Amphibien.

Über die Vorderarmarterien der ungeschwänzten Amphibien berichten J. Hyrtl<sup>1)</sup> und A. Ecker<sup>2)</sup>. Nach Ecker verläuft die Brachialis vor dem Nervus ulnaris gelagert gegen die Hand herab und setzt sich direkt in die Arteria ulnaris fort. Die Radialis schlingt sich nach Angabe dieses Autors mit dem Nervus radialis um den Humerus herum, woraus wohl deutlich genug hervorgeht, dass dieses Gefäss das Beiwort radialis nicht mit Recht führt.

Der Plexus brachialis spaltet sich bei *Rana esculenta* in einen Nervus ulnaris und radialis; der Medianus soll fehlen.

An meinen Präparaten von *Rana esculenta* und *Bufo cinereus* setzt sich der Stamm der Arteria brachialis an der volaren Seite des Vorderarmes (ich berücksichtige nur das Hauptrohr) in ein grösstenteils auf dem Skelete gelagertes (Fig. 14) von den Fingerbeugern bedecktes Gefäss fort, welches mit dem tiefliegenden Aste des Nervus ulnaris die Hand erreicht und, wie dies schon J. Hyrtl beschreibt, den Carpus in der Richtung gegen das Dorsum durchbohrt. An der Handwurzel liegt diese Arterie in einer an der volaren Seite zwischen dem Ulnare und dem Radiale befindlichen Rinne, in welcher dieselbe distalwärts bis an das Intercarpalgelenk verläuft. Hierauf durchsetzt das Gefäss diesen Gelenkspalt und bildet an der dorsalen Seite des Carpo-metacarpalgelenkes den Arcus dorsalis.

Verglichen mit den Reptilien und den Urodelen zeigen die Anuren an der vorderen Extremität komplizierte vom ursprünglichen Typus abweichende Gefässverhältnisse, die wohl zur Verwachsung der Vorderarmknochen in Beziehung stehen dürften.

1) *Cryptobranchus japonicus*.

2) Die Anatomie des Frosches, Braunschweig 1864.

Da die Entwicklung des in Rede stehenden Gefäßstammes bei den Anuren keinen Wechsel der primären Vorderarmarterie erkennen lässt, (man beobachtet weder eine Rückbildung des alten Gefäßes noch das Auftreten eines Ersatzes), so kann es sich nur um eine Verdrängung des Gefäßstammes handeln, die sehr leicht durch das Aneinanderrücken und schliessliche Verwachsen der Vorderarmknochen veranlasst werden konnte.

Vor dem Eintritte der Ankylose der Vorderarmknochen tritt zwischen beiden, an jener Stelle, wo beim Menschen die Interossea externa perforirt, ein Seitenzweig auf die dorsale Fläche über.

### **Das intracarpale Stück der Arteria interossea bei den Amphibien und Reptilien.**

Hinsichtlich des Verhaltens der Arteria interossea zum Carpus ergeben sich nach den Beschreibungen zwei Typen, indem die Arterie entweder einfach über die dorsale Fläche der Handwurzel hinwegschreitet (Fig. 4 und 6) oder mit einem Stücke tiefer liegend, die Intercarpalspalte durchsetzt, um erst auf der distalen Reihe der Carpalia wieder eine oberflächliche Lage anzunehmen (Fig. 2, 12 u. 13). Die Interossea liegt nach meiner Erfahrung ihrer ganzen Länge nach oberflächlich bei *Alligator lucius*, *Varanus niloticus*, *Uromastix spinipes*, *Macroscincus coctaei*, *Zonurus griseus*, *Lacerta ocellata*, *Lacerta viridis* (nicht immer), *Chamaeleon*, *Testudo graeca* und *Testudo mauritanica*. Sie passirt den Carpuspalt bei *Hatteria punctata*, *Lacerta agilis*, *Cryptobranchus japonicus*, *Salamandra maculata*, *Rana esculenta* und *Bufo cinereus*. Das genannte Gefäß perforirt das Handgelenk in der Weise, dass es bereits von dem distalen Ende der Ulna überlagert, die volare Fläche der ersten Handwurzelreihe querend (Fig. 1 u. 13) sich zum Intercarpalgelenk biegt, dieses zwischen dem Intermedium, Ulnare und Centrale durchsetzt, und hierauf den Handrücken gewinnt. Das Volarstück der

Arterie liegt entsprechend dem Spalte zwischen dem Intermedium und dem Ulnare und entsendet einen Ast gegen die Hohlhand. In der Dorsalansicht (Fig. 2 u. 12) tritt das Überdecktsein der Interossea von Seite der Ulna und des Intermediums deutlich zu Tage. Bei *Salamandra maculata* (Fig. 12 u. 13) durchsetzt das Carpalstück der Arterie das Intermedio-ulnare. Bei den Anuren lagert die Hohlhandpartie der Interossea auf dem Gelenkspalt zwischen Radiale und Ulnare und tritt vor diesem durch das Intercarpalgelenk durch.

Die Perforation des Carpus bei den Amphibien und Reptilien wird erwähnt von J. Hyrtl<sup>1)</sup>, G. Born<sup>2)</sup>, R. Wiedersheim<sup>3)</sup>, H. Strasser<sup>4)</sup> und C. Emery<sup>5)</sup>. Letzterer nennt das Gefäß *Arteria perforans carpi*. Es ist gegen diese Bezeichnung nichts einzuwenden, nur muss bemerkt werden, dass das Gefäß keine selbstständige Arterie, sondern ein Teil des axialen Gefäßstammes selbst ist und dass es, ausgenommen die Batrachier, wo es stark volarwärts verschoben erscheint, von der dorsalen Seite des Pronator quadratus volarwärts zieht, allerdings um dann von hier aus den Carpus zu perforieren. Eine wahre *Arteria perforans carpi* findet sich bei *Alligator lucius* (minder schön auch bei

1) *Cryptobranchus japonicus*.

2) l. c.

3) Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. *Morph. Jahrb.*, Bd. II, 1876.

4) Zur Entwicklung des Extremitätenknorpels bei *Salamandra* u. *Triton*. *Ibid.*, Bd. V, 1879.

5) Studi s. Morfol. dei membri degli Anfibi de Ricerche fatte nel Laboratorio di Anatomia normale d. R. Università di Roma. Vol. 4, 1894. Tra l'intermedio e l'ulnare, notasi la sezione di un vaso sanguigno di grandissima importanza nelle questioni. Che si riferiscono alla morfologia del carpo e del tarso. Questo vaso . . . corre al lato palmare dell' avambraccio e traversa poi il carpo, passando nello spazio che rimane tra l' ulnare dall' una parte, l' intermedio e il centrale dall' altra, per recarsi alla faccia dorsale della mano. Per quanto la sua importanza sia stata meritamente apprezzato da vari autori, pure non ha ricevuto finora im nome: propongo di chiamarlo *arteria perforans mesopodii* . . . Nella mano, potrebbe, dirsi a. *perforans carpi*, e nel piede, a *perforans tarsi*.

Varanus); die Interossea läuft oberflächlich über den Carpus hinweg, und ihr Ramus volaris entsendet durch die grosse Lücke zwischen dem Radiale und dem Ulnare einen kräftigen Zweig auf das Dorsum manus (Fig. 4 u. 5 +). Auch bei anderen Reptilien ist neben der oberflächlich verlaufenden Interossea der beschriebene Volarast vorhanden, doch gelang es mir nicht bei diesen ein Reiserchen durch den Carpalspalt dorsalwärts verfolgen zu können.

Es wirft sich nun die Frage auf, woher es kommt, dass die Arteria interossea in einem Falle oberflächlich am Dorsum manus liegt, in einem andern dagegen die Handwurzel durchläuft? Handelt es sich einfach um eine Verschiebung der Arterie, oder sind die Carpalstücke der Interossea in beiden Fällen nicht homolog? Ist, wenn wir beispielsweise die perforierende Interossea als Typus ansehen, in dem anderen Falle das intracarpale Stück der in Rede stehenden Arterie zu Grunde gegangen, und hat sich vielleicht als Ersatz dorsal am Carpus ein neues Gefäss ausgebildet, um sekundär den proximalen Teil der Interossea mit der Dorsalverzweigung in Verbindung zu setzen?

Ich will nun zunächst beide Möglichkeiten besprechen.

Bei Hatteria und bei den Urodelen macht es den Eindruck, als würde die starke Entwicklung des auch in den Winkel zwischen Ulnare und Radiale eingekeilten Os intermedium, das sich förmlich über die Interossea hinlegt, die Arterie volarwärts verschieben. Die Verwachsung des Ulnare und Radiale zu einem Intermedio-ulnare ruft, wie Salamandra zeigt, keine Lageveränderung der Arterie hervor; die Interossea passiert diesfalls einfach einen Kanal des Zwillingsknochens, der sich an Stelle der ehemaligen Fuge etabliert hat.

Untersuchen wir nun im Gegensatze hierzu die Fälle, wo das Intermedium entweder völlig ausgefallen oder doch rudimentär ist.



Bei den Krokodiliern, bei denen das Intermedium fehlt und zwischen den beiden Handwurzelknochen der ersten Reihe sich ein grösserer Spalt vorfindet, liegt die Interossea am Carpus oberflächlich. Ein ähnliches Verhalten zeigen die Chelonier. Bei *Testudo graeca* ist in den einspringenden Winkel zwischen Radius und Ulna ein rudimentäres Intermedium eingefalzt, bei *Testudo mauritanica* fehlt dieses Knöchelchen, falls es nicht in den Radius (welcher die Ulna berührt) aufgenommen wurde und das Centrale seine Selbständigkeit bewahrt hat; dieses ist gross, artikuliert mit dem Radius und dürfte dazu beigetragen haben, die Interossea an die Oberfläche zu schieben. Bei *Lacerta agilis* wird die Interossea von dem Intermedium bedeckt und passiert eine ausspringende Ecke an der dorsalen Fläche dieses Knochens. Bei *Lacerta ocellata* (ich habe allerdings nur ein Exemplar untersucht) lagert die Arterie auf dem rudimentären Intermedium. Bei *Lacerta viridis* findet beides statt, die Arterie kann oberflächlich oder tiefer liegen; ersterenfalls ist das Intermedium auf ein höchst rudimentäres Knochenkernchen reduziert (Fig. 7 und 11), welches in ein zwischen der Ulna und dem Radiale ausgespanntes Bändchen eingetragen, unterhalb der Arterie ruht und, wie schon G. Born beschreibt, nicht mehr mit den beiden Vorderarmknochen artikuliert; letzterenfalls war das Intermedium auch rudimentär, das Ulnare besass aber eine stark entwickelte vorspringende Ecke (die am früheren Präparate fehlte), welche an der palmaren Seite eine Rinne für die, allerdings nicht ganz an die volare Seite des Carpus verdrängte *Arteria interossea* führte. Auch bei *Lacerta agilis* kann bei Kleinheit des Intermediums die Deckung der Arterie eine unvollkommene sein. Liegt die Interossea auf dem Dorsum manus, so perforiert der Ramus volaris zwischen Vorderarm und Carpus die Extremität.

Bei den Batrachiern sind die Anlagen der Vorderarmknochen vom Anfange her sehr nahe aneinander geschoben und verwachsen später sogar untereinander, wobei die *Arteria interossea* als

Ganzes volarwärts verschoben wird. Das Intermedium<sup>1)</sup> fehlt und die Interossea muss infolge ihrer Verdrängung, (wodurch ihr die dorsale Lage unmöglich gemacht wurde), von der volaren Seite her den Carpus durchbrechen, um ihr Verzweigungsgebiet zu erreichen. C. Gegenbaur<sup>2)</sup> schreibt: „Es ist gezeigt worden, dass das Intermedium ursprünglich sich ebenso zwischen Radius und Ulna einschiebt, wie es zwischen dem Radiale und Ulnare liegt, dass also seine Funktion zwischen Carpus und Antibrachium geteilt ist. Wo nun durch Verschmelzung von Radius und Ulna einem Intermedium seine Beziehung zu diesen Knochen von vorneherein genommen wird, ist es gewiss nicht unwahrscheinlich, dass in der allmählichen Bildung jenes Verschmelzungsprozesses auch der Untergang des Intermediums gegeben ist. Doch ist dies ebenfalls nur eine Annahme, und es ist ebenso nicht unwahrscheinlich, dass der Vorgang der Verschmelzung der Vorderarmknochen erst nach der Vereinigung des Intermediums mit dem Ulnare aufgetreten ist.“ Wenn letzteres zutreffen sollte, so wird es sich wohl nur um ein äusserst rudimentäres Intermedium handeln können, denn wir haben ja gesehen, dass ein gut entwickeltes Intermedio-ulnare den Verlauf der Interossea nicht zu ändern vermag. Das Verhalten der Arterie, das totale Gedecktsein bzw. das Freiliegen ihres carpalen Anteiles dürfte geradezu als Masstab für das Vorhandensein bzw. die Entwicklungsgrade des Intermediums angesehen werden können.

Man könnte sich demnach, alles zusammengefasst, vorstellen, dass die verschiedene Ausbildung des Intermediums die Lage des Carpalstückes der Arteria interossea bedinge. Ist das Knöchelchen gut ausgebildet, so deckt es das Gefäss, ist es mangelhaft entwickelt, so wird Raum frei, und die Arterie kann an die

<sup>1)</sup> Nach Emery wird das Intermedium bei den Batrachiern nur noch embryonal als Mesoderm angelegt.

<sup>2)</sup> Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Erstes Heft. Leipzig 1864.

Oberfläche treten, bei welcher Verschiebung das grösser gewordene und proximalwärts gerückte Centrale eine Rolle spielen dürfte. Auch der Umstand, dass am Fusse (siehe die folgende Schrift) bei gut entwickeltem Intermedium die Interossea das Tarsusgelenk durchsetzt, während dieselbe sonst frei am Dorsum pedis lagert, ist hier in Erwägung zu ziehen.

Ich gehe nun zu der anderen Frage über, ob nämlich nicht etwa bei dem oberflächlichen Verlaufe der Interossea das intracarpale Stück derselben zu Grunde gegangen sei und als Ersatz eine Gefäss-Neubildung am Handrücken stattgefunden habe, in welchem Falle ein Stück der oberflächlichen Interossea sekundären Ursprunges wäre. Für diese Anschauung könnte nur das Verhalten bei *Alligator lucius* massgebend werden, bei welchem der Ramus volaris der Interossea (Fig. 4 und 5 r. v.) eine starke Arteria perforans carpi (+) durch die grosse Lücke zwischen Radiale und Ulnare zum Handrücken abschickt. Dieses Gefäss könnte aber ebenso gut ein Seitenast des bei den meisten Reptilien vorkommenden Ramus volaris arteriae interosseaee sein. Platz zu seiner Entfaltung bietet die ausnehmend grosse Carpuslücke. Zur endgiltigen Entscheidung der Frage müssten direkt Krokodilembryonen untersucht werden.

Von den beiden Formen der Interossea ist die mit Perforatio carpi die ältere. Für diese Annahme spricht nicht allein der Umstand, dass bei den tiefer stehenden Formen die Perforation zum Typus gehört, sondern auch die Entwicklungsgeschichte. Wohl liefern in dieser Beziehung *Lacerta agilis* Taf. 13/14, Fig. 15—19) und Batrachierlarven, welche mir zu Gebote standen, keine geeigneten Objekte, da bei denselben für gewöhnlich die Perforatio carpi persistiert. Ich hebe jedoch der Analogie halber hervor, dass an der hinteren Extremität trotz des späteren oberflächlichen Verlaufes der Interossea bei *Lacerta agilis* in frühen Stadien die Perforatio tarsi auftritt und ferner, dass nach meinen Erfahrungen an Kaninchen- und

Katzenembryonen die Perforatio carpi von Seite der Arteria interossea auch bei Säugetieren vorübergehend wiederkehrt.

Ich war früher nicht in der Lage, mich ganz bestimmt darüber aussprechen zu können, ob der Durchbruch am distalen Ende des Vorderarmes oder am Carpus erfolge, glaube jedoch jetzt auf Grundlage von Untersuchungen an geeigneten Flachschnitten für die Perforatio carpi eintreten zu dürfen (Taf. 19/20, Fig. 27). Hierin stimme ich mit der Angabe von Leboucq (Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf d. siebenten Versamml.) überein, der in der Diskussion, welche sich an meinen Vortrag anschloss, der Perforatio carpi et tarsi für den menschlichen Embryo das Wort redete.

Das den Carpus durchsetzende Gefäß ist an 8—13 mm langen Kaninchenembryonen sehr schön entwickelt (Taf. 13/14, Fig. 20—22) und befindet sich bei 14,2 mm langen Embryonen bereits in Rückbildung begriffen (Taf. 13/14, Fig. 24—26).

Ob bei den Säugetieren das intracarpale Stück der axialen Arterie zu Grunde geht oder als dorsalwärts an die Oberfläche verschobenes Rudiment persistiert, ist bei der Zartheit dieses Gefäßstückes, welches im leeren Zustande sich leicht der Beobachtung entzieht, sehr schwer zu bestimmen. Ich habe im ersten Teile dieser Arbeit es als wahrscheinlich hingestellt, dass der Rückenast der Interossea interna ein Stück der primären axialen Arterie repräsentiert; es war mir aber trotz wiederholter Untersuchung nicht möglich, Anhaltspunkte für eine positive Angabe zu gewinnen. Sollte der intracarpale Anteil der Interossea zu Grunde gehen, dann müsste man jenes Stück der Interossea, welches über der Dorsalseite des Radiocarpalgelenkes verläuft, als eine sekundäre Bildung betrachten.



## Vögel.

Über die Armgefäße der Vögel liegen Angaben und Arbeiten von F. Tiedemann<sup>1)</sup>, F. Bauer<sup>2)</sup>, J. C. L. Barkow<sup>3)</sup>, J. F. Meckel<sup>4)</sup> und H. Gadow<sup>5)</sup> vor.

Nach Tiedemann ähnelt, von kleinen Abweichungen abgesehen, die Verzweigung der Subclavia jener der Säugetiere und des Menschen. Die Radialis soll eine Interossea abgeben, welche weit oben zwischen der Speiche und dem Ellbogenbein durch die Membrana interossea dringt.

Wie Bauer beschreibt, teilt sich die Arteria brachialis entsprechend der Plica cubiti in eine Radialis und eine Ulnaris, von welchen die erstere das Zwischenknochenband perforiert. Beim Huhn differiert das Verhalten insoferne, als die Arteria radialis höher entspringt.

Barkow lässt bei Podiceps cristatus und manchen anderen Vögeln die Brachialis am unteren Ende des Humerus in die Radialis und Ulnaris zerfallen. Erstere teilt sich bald in die eigentliche Radialis und in die Interossea (welche als die stärkere den Arterienstamm fortsetzt), letztere zieht neben der Ulna zur Palma herab. Bei Ciconia alba soll die Brachialis zunächst die Ulnaris, dann die Radialis abzweigen lassen und sich selbst als Arteria interossea fortsetzen.

J. F. Meckel bemerkt, dass die Schlüsselpulsader der Vögel sich an der Achselgegend in eine kleinere, innere, tiefe, an der Streckseite des Oberarmes verlaufende, und eine grössere, oberflächliche, an der Beugeseite herabsteigende Armpulsader spalte. Jene verbleibt am Oberarm, diese theilt sich im Ellbogenbuge in eine vordere und hintere Speichen- und Ellbogenpulsader von

<sup>1)</sup> Zoologie Bd. 2. Heidelberg 1810.

<sup>2)</sup> Disquisit. circa nonnul. avium syst. arter. Diss. inaug. Berolini 1825.

<sup>3)</sup> Anat. phys. Unters. vorz. ü. d. Schlagadersyst. der Vögel. Meckels Arch. 1829.

<sup>4)</sup> System der vergl. Anat. Ibid. Bd. 5, Halle 1831.

<sup>5)</sup> Browns Classen etc. Bd. VI.



ungefähr gleicher Stärke, von denen indessen die erstere etwas grösser ist.

Nach Gadow spaltet sich die Brachialis in die Radialis und die Ulnaris. Erstere gabelt sich sogleich in die eigentliche Radialis, welche am vorderen Rande des Vorderarmes herabläuft und die Handwurzel nicht erreicht, und in einen zweiten Ast, der auf der Membran zwischen Radius und Ulna bis zur Handwurzel herabläuft und auf diesem Wege auch die Muskeln der Streckseite versorgt.

Die Arteria ulnaris findet sich an der Innenfläche der Ulna; sie zerfällt in zwei Zweige, von welchen der dünnere bis zum letzten Gliede des zweiten Fingers reicht, während der stärkere zwischen dem zweiten und dritten Metacarpus, gelagert auf die Streckseite übertritt.

Ich selbst habe die Vorderarmarterien des Huhnes, eines Raubvogels (zur Gattung *Circus* gehörend) und von *Spheniscus demersus* untersucht. Im wesentlichen findet sich bei allen dreien der gleiche Typus. Die Arteria brachialis spaltet sich nämlich in zwei Stämme, zwischen welchen der Nervus medianus eingeschoben ist. Der vor diesem Nerven gelagerte Stamm (Taf. 13/14, Fig. 27 u. s.) verlässt im Bereiche des Ellbogengelenkes den Begleitnerven und zieht anfänglich oberflächlich auf den inneren Muskeln des Vorderarmes gelagert, später ein wenig tiefer in der Ulnarrinne zum distalen Ende der Ulna und zur Hand herab. Auf diesem Wege schliesst sich der Arterie ein Nerv an, der in der Plica cubiti vom Medianus abzweigt.

Bei *Spheniscus* liegt die Arteria ulnaris (der Autoren) wegen der vollständigen Rückbildung der Vorderarmmuskeln auf der Ulna und ist trotz dieser Reduktion auffallend kräftig entfaltet. Das Erhaltengebliebensein dieses an Seitenästen begreiflicher Weise verarmten Stammes ist vielleicht mit der Ernährung des Überzuges der Extremität in Verbindung zu bringen.

Hinsichtlich der Stelle, wo die Ulnaris vom Stamme ab-

zweigt, bestehen Verschiedenheiten. Beim Raubvogel zweigt sie knapp über der *Plica cubiti* ab, beim Huhn etwa von der Mitte der *Brachialis*, bei *Spheniscus* schon von der *Axillaris*.

Der *Terminus Arteria ulnaris*, schlechtweg angewendet, ist falsch, da weder bei den Säugetieren noch bei den Reptilien eine *Ulnaris* vorkommt, deren proximale Hälfte oberflächlich verläuft. Passender wäre vielleicht die Bezeichnung *Arteria ulnaris superficialis*.

Der am Oberarme hinter dem *Medianus* befindliche Arterienstamm (i) ist der *Arteria brachialis* anderer Tiere homolog. Diese entsendet in der *Plica cubiti* einen radialen Zweig für die Strecker und zieht am Vorderarme als *Interossea (interna)* (Taf. 13/14, Fig. 27, i, von einigen fälschlich *Arteria radialis* genannt) weiter. Da eine *Membrana interossea* fehlt, so ist die *Interossea* von der Beuge- wie von der Streckseite her gleich gut sichtbar. In der Begleitung der eben genannten Arterie finden sich zwei Nerven und zwar volar der *Nervus interosseus* des *Medianus*, dorsal der typisch verlaufende *Nervus radialis*.

Nachdem die *Interossea Rami musculares* für Beuger und Strecker abgegeben, von welchen der oberste, die *Interossea externa*, am stärksten zu sein pflegt, nachdem sie weiters am distalen Ende des Unterarmes einen schwachen *Ramus volaris* (r, v) zur *Palma* geschickt hat, setzt sich ihr Stamm als *Ramus dorsalis* (r, d) auf den Handrücken fort.

### Resumé.

Die Vögel besitzen am Vorderarme zwei Arterienstämme, eine *Ulnaris superficialis* und als Fortsetzung der *Brachialis* eine *Interossea*. Die Ursprungsstelle der *Ulnaris superficialis* variiert, nicht jene so der *Interossea*, welche den axialen Gefäßstamm repräsentiert.

Die Arterienverzweigung stimmt demnach im grossen und ganzen mit der bei den Reptilien und Urodelen vorkommenden überein; dies gilt nicht allein für den definitiven Zustand,

sondern auch für die embryonale Zeit, indem die primäre axiale Arterie von Rückbildungsprozessen unberührt, als wichtigstes Gefäss des Vorderarmes sich fortentwickelt. Beim 100 Stunden alten Hühnchenembryo, dessen Skelet noch nicht differenziert ist, finden wir am Vorderarme Verhältnisse, welche mit jenen junger Säugetierembryonen übereinstimmen. Es existiert eine tiefliegende axiale Arterie, während von sekundären Zweigen noch nichts wahrzunehmen ist.

Beim 120 Stunden alten Hühnchenembryo, an welchem der Radius, die Ulna und desgleichen die Nervenstämme des Vorderarmes bereits zu unterscheiden sind, liegt die axiale Arterie zwischen den Anlagen des Radius und der Ulna, und die sekundären Äste sind schon angedeutet.

Beim 150 Stunden alten Hühnchenembryo ist die Ulnaris superficialis bereits zu erkennen, und am 200 Stunden alten Hühnchenembryo, dessen Vorderarmskelet zu ossifizieren beginnt, gestaltet sich das Bild ähnlich wie beim ausgebildeten Tiere.

Es decken sich demnach im grossen und ganzen die Entwicklungsverhältnisse der Vorderarmarterien der Vögel mit jenen der Reptilien und Säuger, woraus hervorgeht, dass die Arteria interossea der Vögel dem gleichnamigen Gefässe der Reptilien und Säugetiere homolog ist.

Schliesslich weise ich darauf hin, dass das Auftreten einer mit voller Endverzweigung versehenen Interossea während der Entwicklung bei den Säugern und den Vögeln eine Wiederholung der für die Reptilien im definitiven Zustande geltenden Verhältnisse darstellt und dass demnach auch die vergleichende Anatomie die Interossea als ältestes Gefäss des Vorderarmes hinstellt.

### A n h a n g .

In der Zeit, die seit der Drucklegung des ersten Teiles dieser Arbeit verflossen ist, habe ich Gelegenheit gehabt, die Vorderarmarterien von *Macropus Benetti*, *Wombat*, *Dasyurus villosus*,

*Bradypus bidactylus*, Kamel, Mouflon und Schimpanse zu zergliedern, und teile nun die Resultate dieser Untersuchung zur Ergänzung des bereits Gegebenen anhangsweise mit, zumal sich ergibt, dass auch bei niederen Säugetierformen eine gewisse Variabilität vorherrscht.

### *Macropus Benetti*.

Die *Brachialis* passiert gemeinsam mit dem *Mediannerven* den *Canalis supracondyloideus* und giebt am Oberarm ab:

- a) Die *Subscapularis*,
- b) die *Circumflexae humeri*,
- c) die *Profunda*,
- d) einen starken Ast für den *Biceps* und den *Brachialis internus*,
- e) 1 cm oberhalb des *Canalis supracondyloideus* die *Radialis superficialis*.

Diese ist fast stärker als die *Mediana*, quert die Innenseite des *Biceps*, tritt nach Abgabe mehrerer Muskeläste in die *Radialrinne* ein und schlüpft, nachdem sie vorher noch den Daumen versorgt hat, unter der Sehne des *Abductor pollicis* durch, um den Handrücken zu erreichen. Sie entsendet einen starken *Ramus perforans* durch das *Interstitium metacarpeum II* in die *Vola* und wird selbst zur *Arteria metacarpea dorsalis II*.

Eine zweite oberflächlich verlaufende Arterie, die dem Handrücken zueilt, geht aus dem distalen Stücke der *Circumflexa posterior* hervor, verläuft mit dem Hautaste des *Nervus axillaris* und mit der *Cephalica* vergesellschaftet herab und spaltet sich oberflächlich am Handrücken in vier *Arteriae metacarpeae*. In den Interdigitalfalten anastomosieren diese mit den volaren Digitalarterien.

Unterhalb des *Canalis supracondyloideus* teilt sich die *Brachialis* in die *Mediana* und in die *Interossea communis*. Die *Mediana* liegt proximal an der ulnaren, distal bald hinter bald zu beiden Seiten des *Nervus medianus* und löst sich in der *Palma* knapp vor den *Metacarpophalangealgelenken* in die *Arteriae digitales volares* auf.



Die *Arteria ulnaris* fehlt.

Die *Interossea* bildet die Fortsetzung der *Brachialis*; sie giebt zunächst mehrere auch der Streckseite zugehende Muskeläste ab und verläuft distal an der dorsalen Seite des *Pronator quadratus*. Die schwache *Interossea externa* verhält sich typisch.

Der tiefliegende Hohlhandbogen wird hauptsächlich von dem *Ramus perforans* der *Radialis superficialis* formiert, deren Stamm selbst zu einer tiefen *Metacarpea volaris* wird und in die *Arteria digitalis prima* inoskuliert.

An einem zweiten Exemplar von *Macropus Benetti* verläuft ein Ast der *Radialis superficialis* mit der *Vena cephalica*; ein anderer liegt anfänglich auf der freien Fläche des *Supinator longus*, bettet sich später in die Radialrinne, tritt unter der Sehne des *Abductor pollicis* auf den Handrücken über und bildet hier den *Arcus dorsalis*. Von diesem zweigen mehrere *Arteriae metacarpeae dorsales* ab, die in den Interdigitalfalten mit den volaren Fingerarterien anastomosieren.

Mit dem *Nervus ulnaris* gelangt das Endstück der *Interossea interna* auf den Handrücken.

Die *Arteria mediana* verzweigt sich in typischer Weise. Die *Arteria ulnaris* fehlt.

An Stelle des tiefliegenden Hohlhandbogens findet man einige *Rami perforantes* der Handrückenarterien, darunter einen starken Zweig der *Interossea interna*, der die Muskulatur des fünften Fingers durchbohrt.

#### *Phascolomys Wombat.*

Die *Arteria radialis superficialis* ist sehr stark entwickelt und leitet auf einer Seite der Endverzweigung der *Mediana* das Blut zu. Ihr Oberarmstück, welches den *Nervus medianus* an dessen Volarseite quert, ist 3 cm lang. Von dieser Arterie sondern sich mehrere Äste ab, von welchen die kürzeren in die Vorderarmmuskeln eindringen. Von den längeren Ästen schiebt sich einer unter die Sehne des *Abductor pollicis*.



Die Arteria mediana verhält sich auf einer Seite typisch, auf der Gegenseite endigt ihre proximale, rudimentäre Hälfte als Muskelast, während die distale Hälfte mit der starken Radialis superficialis in Verbindung getreten ist.

Die Arteria ulnaris fehlt beiderseits; an der Stelle, wo sie sonst entspringt, entsendet die Brachialis einen Ramus muscularis.

Aus diesen Beschreibungen ist zu ersehen, dass

1. die Radialis superficialis der Marsupialier eine gewisse Variationsfähigkeit besitzt. Wir finden bei *Macropus* in einem Falle einen Ramus dorsalis, der sich wie bei *Lemur varius* verhält, während im anderen dieser Zweig fehlt. Berücksichtigt man noch, dass bei *Macropus giganteus* (1. Teil, pag. 9 und Taf. 1, Fig. 1, r, d) der Ramus dorsalis von der Interossea abgeht, so ergeben sich drei Formen, unter welchen die Radialis superficialis auftritt;

dass 2. auch die Arteria ulnaris nicht konstant ist. Sie fehlte an beiden Exemplaren von *Macropus Benetti*, während sie, wie wir gesehen, bei *Macropus thetidis* eine allerdings nur schwach entwickelte Begleiterarterie des Nervus ulnaris darstellt. Wir dürfen demnach behaupten, dass die Ulnaris bei den Beutlern noch nicht wie bei den Nagern, wo sie bereits konstant vorkommt, typisch geworden ist;

dass 3. die Arteria mediana gleichfalls die Fähigkeit zu variieren besitzt, wie dies am schönsten aus dem Verhalten bei *Phascolomys* hervorgeht.

#### *Dasypus villosus.*

An diesem Tiere konnte ich mich davon überzeugen, dass das laterale oberflächliche Geflecht (1. Teil, Taf. I/II, Fig. 2) zum mindesten teilweise der Radialis superficialis homolog ist. Es entspringt etwa  $1\frac{1}{2}$  cm oberhalb des Canalis supracondyloideus mit zwei dicken Wurzeln, von welchen die schwächere, obere in typischer Weise den Medianus an seiner Vorderseite kreuzt, während die untere Wurzel von diesem Nerven bedeckt wird.

Das Geflecht zieht in Begleitung der radialen Hautnerven und Hautvenen zu dem Handrücken herab; ein Zweig, der sich von demselben sondert, verläuft in die Vola und anastomosiert mit der Mediana.

Von dem oberflächlichen, medialen Arteriengeflechte begiebt sich unter der Mitte des Vorderarmes ein stärkerer Ast zum Nervus ulnaris und begleitet diesen bis in die Hohlhand.

Die Arteria mediana verhält sich typisch.

Die Arteria ulnaris fehlt; an ihrer Abgangsstelle entbinden sich einige Rami musculares.

Die Interossea zweigen wie gewöhnlich ab. Die Interossea externa ist schwach, die Interossea interna formiert ein Geflecht.

Während es mir seinerzeit wegen des schlechten Zustandes, in dem sich das Präparat befand, nicht möglich war, zu entscheiden, ob bei *Dasypus novemcinctus* das laterale, oberflächlich verlaufende Vorderarmgeflecht der *Radialis superficialis* entspreche, gelang es im zweiten Falle leicht, diesen Nachweis zu erbringen.

Die Arteria ulnaris fehlt hier vollständig und die Interossea variiert insofern, als bei *Dasypus novemcinctus* die Spaltung der *Brachialis* in die *Mediana* und *Interossea* schon höher oben erfolgt.

### *Bradypus bidactylus.*

Die *Brachialis* ist ringsherum von einem dichten Arteriengeflechte umspinnen, so dass der Stamm der Armschlagader nur am unteren Ende des Oberarmes, wo das Geflecht weniger gedrängt ist, an die Oberfläche zu liegen kommt. Arterie und Begleitgeflecht treten mit dem typisch zum Geflechte gelagerten Nervus medianus durch den Canalis supracondyloideus hindurch und tauchen in die *Plica cubiti*.

Am Oberarme zweigen ab und zwar mehrstämmig: die *Circumflexae humeri*, die *Subscapularis*, die *Profunda brachii*.

ferner unterhalb der Mitte des Humerus eine zweistämmige *Arteria radialis superficialis*, sowie eine *Collateralis ulnaris*. Die *Radialis superficialis* sendet einen Ast neben der *Vena cephalica* herab, der aber schon im unteren Drittel des Vorderarmes äusserst zart ist. Ein Seitenzweig desselben geht am Vorderarme in das Begleitgeflecht der Armschlagader ein. Der Stamm selbst inoskuliert unterhalb des *Canalis supracondyloideus* in das periphere Geflecht der *Brachialis*.

*Arteria ulnaris*. Aus dem arteriellen Geflechte zweigt in der *Plica cubiti* eine sehr schwache *Ulnaris* ab, die sich dem gleichnamigen Nerven zugesellt und mit der *Collateralis ulnaris* anastomosiert. In der Mitte des Vorderarmes ist die *Ulnaris* bereits zu einem äusserst dünnen Gefässchen verjüngt. Die Abschwächung stellt sich infolge der Abgabe von zahlreichen Muskelarterien ein.

*Arteria interossea*. Unterhalb der *Ulnaris* zweigt ein sechsstämmiger Plexus vom Muttergeflechte der *Brachialis* ab, aus dem die beiden *Arteriae interosseae* hervorgehen. Die *Interossea interna* ist ein einfaches Gefäss, welches in typischer Weise verläuft und im unteren Drittel des Vorderarmes von dem *Pronator quadratus* bedeckt wird. Die *Interossea externa*, die geflechtartig angeordnet ist, tritt zwischen dem Radius und der Ulna auf die dorsale Seite über und zeigt ein Verhalten, wie ich es in gleicher Weise bisher nirgends beobachtet habe. Aus dem Plexus gehen nämlich zwei lange Arterien hervor, eine oberflächliche und eine tiefliegende, von welchen die letztere ebenso stark, die erstere stärker als die *Interossea interna* ist. Der oberflächliche Ast setzt, stets diese Lage beibehaltend, über den Carpus und die Mittelhand hinweg und spaltet sich in der Hautfalte zwischen den beiden Fingern in zwei *Arteriae digitales dorsales*. Der tiefliegende Ast verzweigt sich in den Muskeln des Vorderarmes und an der dorsalen Seite des Handgelenkes.

*Arteria mediana*. Nach Abgabe der *Interossea* setzt

sich der Stamm der Brachialis, begleitet von einem dreistämmigen Geflechte und in stetem Gefolge des Nervus medianus, als Arteria mediana nach unten fort. Der Nerv liegt proximal an der radialen Seite des Geflechtes, wird aber im weiteren Verlaufe von der Arterie bedeckt, indem die Arterie oberflächlicher als der Nerv lagert. Das Begleitgeflecht der Arterie verliert sich in den Muskeln des Vorderarmes, so dass in der Vola manus neben der Mediana nur mehr zwei äusserst zarte arterielle Reiserchen verlaufen, welche höher oben aus der Mediana den Ursprung genommen haben. Das Endstück der Mediana besitzt keine Begleitarterien.

**Oberflächlicher Hohlhandbogen.** An Stelle desselben findet man die Verzweigung der Arteria mediana, deren Hauptstamm mit einem Nerven bis gegen das distale Ende der Grundphalangen verläuft und sich hier in zwei Arteriae digitales (die zweite und dritte) spaltet. Kurz nach dem Eintritte der Mediana in die Vola gabelt sich von der Arterie ein Zweig ab, welcher vereint mit einem Aste des Arcus profundus zur ulnaren Randarterie des zweiten Fingers wird. Den radialen Rand des ersten Fingers versorgt ein Seitenzweig der Mediana.

**Tiefer Hohlhandbogen.** Dieser wird von Ästen der Arteria mediana dargestellt, unter welchen insbesondere eine im unteren Viertel des Vorderarmes von dem Begleitgeflechte der Mediana abzweigende Arterie an Mächtigkeit auffällt. Beachtenswert erscheint, dass sich diese Arterie dem distalen Stücke des Nervus ulnaris zugesellt, und weiter unten mit dem Ramus profundus des genannten Nerven in die Tiefe zieht.

Interessant sind an diesem Tiere die enorm entwickelten Geflechte rücksichtlich deren näheren Verhaltens ich auf eine Schrift von J. Hyrtl<sup>1)</sup> verweise. Ferner ist das Vorhandensein bemerkenswert einer rudimentären Arteria ulnaris, sowie der

1) Beiträge z. vergl. Angiologie. Denksch. d. Kais. Akad. Wien 1854.

Ast der Mediana, welcher sich dem distalen Stücke des Nervus ulnaris anschliesst und weiter unten neben dem Ramus profundus desselben Nerven in die Tiefe zieht, um den Arcus profundus zu bilden. Dann fällt besonders das Verhalten der Arteria interossea externa auf, deren Ramus superficialis Fingerarterien abgibt.

#### Kamel.

Die Brachialis liegt unter dem Medianus und spaltet sich in der Plica cubiti (gerade vor der distalen Humerusepiphyse) in eine Mediana und eine Interossea.

Die Arteria mediana zieht am Vorderarme radial vom Nerven, am Metacarpus vor demselben herab und wird zur Arteria metacarpea, die sich entsprechend der Interdigitalfalte in ihre Endzweige auflöst. Zwischen dem mittleren und dem unteren Drittel des Radius zweigt von der Mediana ein Ast (A. mediano-radialis?) ab, welcher am Metacarpus wieder zum Hauptstamme zurückkehrt.

Die Interossea externa ist kräftig entfaltet; sie tritt in den Spalt zwischen Radius und Ulna ein und wird vorwiegend zur Nutritia radii. Die Interossea interna ist rudimentär und zieht unter Abgabe von Muskelästen eine Strecke weit am Radius herab.

Interessant ist ferner, dass etwa 1,5 cm oberhalb des Ellbogengelenkes zwei Arterien aus der Brachialis hervorgehen, eine stärkere, radiale für die Vorderarmmuskeln und eine schwächere, ulnare, die sich den Hautvenen anschliesst; diese Gefässe enthalten möglicherweise Elemente der Radialis superficialis.

Der Musculus pronator teres fehlt.

#### Mouflon.

Die Brachialis liegt bedeckt von dem Mediannerven, und beide treten unter dem zu einem Bande reduzierten Pronator



teres auf den Vorderarm über. Der fortlaufende Stamm der Brachialis wird zur Mediana und diese wieder zur Metacarpea, welche zwischen den Phalangen in ihre zwei Endäste zerfällt.

Gedeckt vom rudimentären Pronator teres zweigt die Interossea von dem Stamme ab; ihr Ramus externus ist kräftig entwickelt, während andererseits die distale Portion der Interossea interna fehlt.

Oberhalb der Mitte des Metacarpus entsendet die Arteria metacarpea einen starken Ast, der durch einen Spalt der im übrigen verwachsenen Mittelhandknochen dorsalwärts zieht.

Mouflon und Kamel ordnen sich hinsichtlich des Verhaltens ihrer Vorderarmarterien in die Reihe der übrigen Huftiere ein. Für alle ist, wie dies schon Kadyi<sup>1)</sup> richtig angegeben hat, das Vorhandensein einer Arteria mediana charakteristisch.

#### Schimpanse (Taf. 13/14, Fig. 28).

Die Arteria brachialis verläuft beiderseits abnorm, nämlich vor dem Medianus, eine Anomalie, die bekanntlich beim Menschen nicht selten ist. Die Subscapularis und die Circumflexae humeri entspringen aus einem gemeinschaftlichen Stamme, die Profunda aus der abnormen Brachialis.

Betreffs der Vorderarmarterien ergibt die Präparation folgendes: Vom Vorderarmstücke der Brachialis zweigt zunächst die Recurrens radialis, hierauf die Arteria radialis ab, dann setzt sich die Brachialis noch eine Strecke weit fort, entsendet die Recurrens ulnaris sowie die Interossea externa und spaltet sich endlich in die Ulnaris und die Interossea interna.

Die Radialis verläuft typisch in der gleichnamigen Rinne und dringt von der dorsalen Seite aus durch das Interstitium interosseum I in die Vola ein. 3 cm oberhalb des Carpus zweigt von der Arterie ein Ast ab, der sich in der Tiefe bis

<sup>1)</sup> Verhandl. d. anat. Gesellsch. Wien 1892.

zur Gelenkkapsel distalwärts erstreckt. Da, wo beim Menschen der Ramus volaris zum oberflächlichen Bogen abgeht, löst sich auch beim Schimpanse eine Arterie (r. v. s.) ab, die allerdings auch streckenweise von Daumenmuskulatur überlagert wird, aber nicht direkt zur Bogenbildung herantritt, sondern sich anfänglich in die Tiefe bohrt und am Metacarpophalangealgelenke wieder an die Oberfläche tritt, um als innere Digitalis des Daumens weiter zu ziehen.

Die Ulnaris verläuft wie beim Menschen gegen die Volaris manus. Einen typischen oberflächlichen Bogen bildet sie nicht, da die direkte Anastomose mit dem Ramus volaris superficialis der Radialis fehlt; wohl aber verbindet sich die Ulnaris mit einer tiefliegenden Metacarpea. Der Stamm der Ulnaris verläuft schräg gegen das dritte Metacarpophalangealgelenk nach unten und giebt successive die Arteriae digitales communes II bis IV, ferner Einzeläste für den 2. und 5. Finger ab.

Der Ramus profundus (r. v. p.) für den tiefliegenden Bogen löst sich unterhalb des Pisiforme von der Ulnaris ab und tritt zwischen den Muskeln des kleinen Fingers in die Tiefe.

Der Arcus volaris profundus verhält sich in typischer Weise.

Arteria mediana. Von dem Anfangsstücke der Interossea interna zweigt eine an der radialen Seite des Nervus medianus gelagerte Arteria mediana ab, die sich durch Astabgabe an die Fingerbeuger bald erschöpft.

Die Interossea interna ist stark und tritt am oberen Rande des Pronator quadratus auf die Streckseite über. Der Ramus volaris, der sich am Handgelenke verteilt, ist auch kräftig entwickelt und dringt, wie bei den Reptilien dicht an die Verbindungsstelle der beiden Vorderarmknochen angeschlossen von der dorsalen gegen die volare Seite vor. Die Interossea externa verzweigt sich in den Fingerstreckern und sendet einen rückläufigen Ast dem Ellbogengelenke zu.

Die grossen Arterien des Vorderarmes weisen, was Lage und Verlauf anlangt, die für den Menschen geltenden Verhältnisse auf. Auch der Ramus volaris superficialis der Radialis entspringt wie beim Menschen, weicht aber sonst vom typischen Schema ab. Desgleichen zeigt auch der Ast der Ulnaris für den tiefliegenden Bogen, der zwischen den Muskeln des Kleinfingerballens verläuft, eine Abweichung.

Verglichen mit dem Orang<sup>1)</sup>, zeigt sich vollständige Übereinstimmung hinsichtlich der grossen Vorderarmarterien und des Ramus volaris profundus der Arteria ulnaris, andererseits eine Differenz im Ursprunge des oberflächlichen Hohlhandastes der Radialis, welcher beim Orang auf einer tieferen Bildungsstufe steht, indem er, wie bei den niederen Affen höher oben abgeht.

---

1) Siehe den I. Teil dieser Schrift. (Anatomische Hefte XI. Heft.)

## Buchstabenerklärung.

---

### Arterien.

- b. = Arteria brachialis.
- c. u. = Arteria collateralis ulnaris.
- i. = Arteria interossea bezw. Axiale Arterie
- r. v. = Ihr Ramus perforans volaris.
- r. d. = " " dorsalis.
- e. = Ihr dorsaler Vorderarmast.
- u. = Arteria ulnaris.
- u. s. = Arteria ulnaris superficialis.
- r. = Arteria radialis.

### Nerven.

- n. m. und n. m'. = Nervus medianus.
- n. i. = Nervus interosseus.
- v. = Sein volarer
- d. = " dorsaler     } Ast.
- n. u. = Nervus ulnaris.
- n. r. = Nervus radialis.

### Muskeln.

- P. = M. pronator quadratus.

### Knochen.

- M. Os intermedium carpi.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XIII/XIV.

Fig. 1. *Hatteria punctata*. Linke vordere Extremität, volare Seite, vergrössert. Die Fingerbeuger sind abgetragen und einwärts geschlagen, um das Verhalten der Arteria interossea zum M. pronator quadratus darlegen.

Fig. 2. *Hatteria punctata*. Linke vordere Extremität, dorsale Seite. Natürliche Grösse. Die Fingerstrecker sind entfernt.

Fig. 3. *Hatteria punctata*. Distale Hälfte der Humerus mit den beiden Canales supracondyloidei. Vergrössert.

Fig. 4. *Alligator lucius*. Dorsum manus, links. + Handrückenast des Ramus volaris der Interossea, der durch die grosse Lücke zwischen Radiale und Ulnare hindurchtritt.

Fig. 5. *Alligator lucius*. Vola manus, links, Bezeichnung wie oben.

Fig. 6. *Lacerta ocellata*. Linke vordere Extremität. Dorsale Seite. Die Fingerstrecker wurden entfernt, um die Lage der Interossea deutlich zu machen. Vergrössert.

Fig. 7. *Lacerta viridis*. Vorderarm und Carpus, dorsale Seite, rechts. Die Interossea liegt oberflächlich, unter derselben das in ein Bändchen eingeschlossene, rudimentäre Intermedium.

Fig. 8. *Lacerta viridis*. Vorderarm und Carpus, dorsale Seite, rechts. Die Interossea wird von der ausspringenden Ecke des Ulnare überbrückt.

Fig. 9. *Lacerta viridis*. Dasselbe ohne Arterie.

+ ausspringende Ecke des Ulnare.

Fig. 10a. *Lacerta viridis*. Rechtes Ulnare mit ausspringender Ecke.

+ Rinne für die Arterie.

Fig. 10b. *Lacerta viridis*. Anderes Exemplar. Normales Ulnare der rechten Seite ohne ausspringende Ecke.

Fig. 11. *Lacerta viridis*. Vorderarm und Carpus. Dorsale Seite, rechts, mit einem normalen, rudimentären, in ein Bändchen eingetragenen Intermedium (+).

Fig. 12. *Salamandra maculosa*. Vorderarm und Hand, linke Seite, dorsale Fläche.

Die Interossea perforiert das Intermedio-ulnare.



Fig. 13. *Salamandra maculosa*. Vorderarm mit Hand, linke Seite, volare Fläche. Verlauf der Interossea an der volaren Seite und Perforation des intermedio-ulnare von Seite der Arterie.

Fig. 14<sup>1)</sup>. Ältere Froschlarve. Querschnitt des Vorderarmes. Die Arterie liegt an der volaren Seite des knorpeligen Skeletes; vor ihr der begleitende Nerv.

Fig. 15. *Lacerta agilis*. Embryo vom 31. Tage. Linke vordere Extremität. Querschnitt des Vorderarmes, um die Lage der axialen Arterie (i.) zum Pronator quadratus zu zeigen. o. i. Anlage des Os intermedium.

Fig. 16 bis 19. *Lacerta agilis*. Embryo vom 15. Tage. Querschnittserie durch den Carpus, um das Durchtreten der axialen Arterie durch den Carpus zu demonstrieren. Die Abbildungen sind so gestellt, dass von Fig. 16 bis 19 die Reihe distalwärts vorschreitet.

v. volare }  
d. dorsale } Seite des Carpus.

Fig. 20 bis 22. Kaninchenembryo 10,9 mm lang. Vordere Extremität. Querschnitte durch den Carpus und Vorderarm.

Die Reihe schreitet distalwärts vor.

v. volare }  
d. dorsale } Seite des Carpus.

+ Volare Verzweigung der axialen Arterie.

Fig. 23 bis 26. Kaninchenembryo 14,2 mm lang. Vordere Extremität, Querschnitte durch den Carpus und den Vorderarm.

Die Reihe schreitet distalwärts vor.

Die punktierte Linie in Fig. 25 und 26 deutet die Grenze zwischen der Skelet- und der Muskelanlage an.

+ Volare Verzweigung der axialen Arterie.

Fig. 27. Raubvogel. Gattung *Circus*. Rechter Flügel. Volare Seite.

Fig. 28. Schimpanse. Vola manus einer rechten vorderen Extremität.

<sup>1)</sup> Fig. 14 bis incl. 26 Vergr. H 4 Oc 2.



AUS DEM K. K. ANATOMISCHEN INSTITUT ZU WIEN.

---

ZUR ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE  
DER  
ARTERIEN DES UNTERSCHENKELS UND DES FUSSES

VON  
PROF. DR. E. ZUCKERKANDL,  
WIEN.

---

*Mit 51 Figuren auf Tafel XV/XVI, XVII/XVIII, XIX/XX.*



In dieser Schrift<sup>1)</sup> beabsichtige ich die verschiedenen Typen der Unterschenkelarterien vollständiger zu beschreiben als dies in einer früheren Arbeit (Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Vorderarmes, I. Teil) geschehen ist, und zu zeigen, dass dieselben ebenso wie auch die bei den Amphibien und Reptilien vorkommenden Verzweigungsarten der Unterschenkelarterien, alle auf eine einzige Grundform zurückzuführen sind.

Hinsichtlich des kasuistischen Teiles bemerke ich, dass entsprechend der gestellten Aufgabe zumeist nur auf die grossen Gefässe Rücksicht genommen wurde. Von Details wurden nur solche erwähnt, die genügend interessant erschienen.

### A. Säugetiere.

Die Verhältnisse der Unterschenkelarterien sind ziemlich kompliziert. Besonders fällt es auf, dass von den späteren Gefässeinheiten gewisse Stücke früher vorhanden sind als andere, eine Eigentümlichkeit, die es notwendig macht, eine Unterscheidung zwischen primären und sekundären Gefässen zu treffen. Um die Lektüre der folgenden Zeilen zu erleichtern will ich die in Betracht kommenden Arterien kurz beschreiben und mit entsprechenden Namen versehen.

---

<sup>1)</sup> Über den Inhalt derselben habe ich in der anatomischen Abteilungssitzung der 66. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Wien am 27. September l. J. berichtet.



Als primäre *Tibialis antica* bezeichne ich die Arterie dann, wenn sie sich nach Perforation der Zwischenknochenmembran in den an der Streckseite des Unterschenkels untergebrachten Muskeln erschöpft, während die sekundäre *Tibialis antica*, als Stamm dem *Nervus peroneus* folgend, auch die Verzweigung der *Dorsalis pedis* enthält.

Als primäre *Tibialis postica* ist das distale Stück der *Saphena* anzusprechen, da es vom Sprunggelenke an dem hinteren Schienbeinnerven folgt. Die sekundäre *Tibialis postica* verhält sich wie beim Menschen, d. h. sie stammt aus der *Poplitea* und schliesst sich schon in der Kniekehle dem genannten Nerven an. Mit dem Namen *Arteria interossea* belege ich ein Gefäss, welches als hintere Verlängerung der *Poplitea*, auf dem Skelete bzw. auf der *Membrana interossea* gelagert, herabzieht.

An der *Saphena* lassen sich vier Äste unterscheiden, und zwar: 1. die eben erwähnte primäre *Tibialis postica*, 2. ein *Ramus posterior* für die Hinterseite des Unterschenkels, 3. eine *Arteria dorsalis pedis superficialis*, die vor, und 4. eine *Arteria dorsalis pedis profunda*, die unterhalb der Sehne des *Musculus tibialis anticus* den Fussrücken erreicht.

### Monotremen.

Über die Unterschenkelarterien der Kloakentiere liegt eine Beschreibung von J. Hyrtl<sup>1)</sup> vor, der ich folgendes entnehme: „Der Stamm der *Arteria cruralis* geht nicht durch den Adduktor hindurch, sondern umgreift ihn oberflächlich wie bei den Insektivoris und Feris, um in die Kniekehle zu gelangen. Während seines Laufes am Unterschenkel bleibt der Stamm der Arterie hochliegend (an der inneren Seite der *Tibia*), giebt viele, lange, dünne, unverästelte Zweige ab, welche längs des Schienbeins herablaufen, um sich teils auf den Fuss-

<sup>1)</sup> Denkschr. d. k. Akad. Bd. V, Wien 1853.

rücken zu begeben, teils in der Nähe der Knöchel zu verlieren. Im unteren Viertel des Unterschenkels, teilt sich der Stamm in eine *Plantaris interna* und *externa*. Erstere ist bedeutend stärker als letztere. Die *Tibialis antica* ist ausnehmend schwach.“

So soll es sich bei *Echidna* verhalten. Bei *Ornithorhynchus paradoxus* verläuft der Stamm der *Cruralis* auf der Muskelmasse an der inneren Seite des Oberschenkels. „An der inneren Seite des Knies angelangt, wo sie *Arteria tibialis postica* genannt werden kann, giebt die *Cruralis* nach aussen und innen Zweige ab. . . . Die inneren, schwachen Stämmchen umgreifen teils das Schienbein von innen nach aussen, um an der vorderen Seite des Unterschenkels zum Sprunggelenke subkutan herabzugleiten und sich am Rücken des Fusses zum hochliegenden *Arcus dorsalis* zu verbinden, aus welchem die *Arteriae digitales* entspringen, teils bleiben sie an der hinteren Seite des Schienbeins und begleiten die *Arteria tibialis postica*.“

Aus dieser Schilderung sowie aus den beigegebenen Abbildungen, glaube ich den Schluss ziehen zu dürfen, dass sowohl bei *Echidna* als bei *Ornithorhynchus paradoxus* eine *Arteria saphena* vorhanden ist. Hyrtl nennt sie *Arteria tibialis postica*, ein Terminus, der gewiss nicht glücklich gewählt ist.

Ich selbst hatte nur Gelegenheit an einem äusserst schlecht injizierten Exemplar von *Echidna* die Unterschenkelarterien der Monotremen zu studieren, daher auch meine Angaben auf Vollständigkeit keinen Anspruch erheben können. Die Gefässe liessen sich nicht gut injizieren und es gelang nicht, die zarten und überdies morschen Arterien bis in ihre Endverzweigungen hinein zu verfolgen. Ich fand eine *Arteria saphena*, die unmittelbar am Austritte der *Femoralis* aus der Bauchhöhle abzweigte. Unterhalb des Kniegelenkes ging von dem Stamme der *Saphena* ein der Streckseite zustrebender Ast ab, von dem ich jedoch nicht sagen kann, ob er in die *Dorsalis pedis* überging oder nicht. Oberhalb des Sprunggelenkes sendete die *Saphena* einen

Ramus dorsalis superficialis ab, den ich bis in das Spatium metatarseum I verfolgen konnte. Das Stammgefäß selbst wurde zur primären Tibialis postica, die sich in der Sohle ähnlich verzweigte wie bei vielen Tieren die Mediana der Vola. Ihre Äste verliefen mit den Nervi plantares zehenwärts.

Die Arteria poplitea war schwach entwickelt. An der Streckseite des Unterschenkels fand sich kein grösseres Gefäß, woraus man folgern darf, dass nur eine primäre Tibialis antica vorhanden war.

### Marsupialier.

Aus einer Beschreibung der Gefässe von *Halmaturus Parii* durch J. Hyrtl<sup>1)</sup>, welcher die Arterien der hinteren Extremität nicht vollständig behandelt, ist zu entnehmen, dass eine Arteria saphena vorhanden ist, die sich in der distalen Hälfte in eine primäre Tibialis postica und in eine Arteria dorsalis pedis spaltet, dass ferner die Poplitea die Muskeln der Kniekehle versorgt.

Barkow<sup>2)</sup> schildert die Arterien von *Halmaturus giganteus*; er bezeichnet die Arteria saphena als Tibialis postica superficialis und die von der Saphena sich abspaltende Dorsalis pedis als Tibialis antica inferior.

J. F. Meckel's vergleichende Anatomie (Bd. 5.), enthält die allgemein gehaltene Angabe, dass die Arteria cruralis der Säuger sich gewöhnlich sehr hoch in die tiefe und in die oberflächliche Schenkelpulsader teile. — Diese oberflächliche Schenkelpulsader entspricht unserer Saphena. — Speziell wird dann hervorgehoben, dass bei *Didelphys*, bei *Nasua* und *Procyon* auch ein Ramus anterior der Saphena vorkomme, der sich in die Dorsalis pedis umwandelt.

Ich selbst habe zum Studium der Arterien der hinteren Gliedmasse bei den Beutlern zwei Exemplare von *Macropus*

<sup>1)</sup> Denkschr. d. Kaiser. Akad. Wien 1864.

<sup>2)</sup> Comparat. Morphol. Breslau 1862.

Benetti und je ein Exemplar von *Macropus thetidis* und *Phascolumys Wombat* benützt.

### *Macropus Benetti.*

Die *Arteria saphena* verläuft auch am Oberschenkel oberflächlich und spaltet sich oberhalb des inneren Knöchels in eine starke *Dorsalis pedis profunda* und eine schwache primäre *Tibialis postica*; erstere verläuft anfänglich bedeckt vom *Musculus tibialis anticus*.

Die *Poplitea* teilt sich, bevor sie an den gleichnamigen Muskel herantritt in zwei Zweige. Der tiefliegende wird zur primären *Tibialis antica* und verläuft proximal zwischen *Musculus popliteus* und Kapsel. Der oberflächliche Ast schreitet anfänglich dem Stamme des *Nervus tibialis posticus* angeschlossen über jenen Muskel hinweg, versorgt die hinteren Muskeln, entsendet die *Nutritia tibiae* und läuft endlich zwischen den Blättern der *Membrana interossea* bis gegen die Verwachsungsstelle der beiden Unterschenkelknochen herab. Dieses Gefäss, dessen distale Hälfte der *Arteria interossea* bzw. der *Peronea* entspricht, giebt an die Fingerstrecker (perforierende) Zweige ab.

Interessant ist eine starke *Perforans* der *Cruralis*, die zunächst den *Ischiadicus* begleitend, sich weiterhin der *Vena saphena minor* anschliesst, um am Fussrücken mit der *Dorsalis pedis* zu anastomosieren.

An einem zweiten Exemplar von *Macropus Benetti* zeigen sich dieselben Verhältnisse, doch kann man hier auch noch folgendes beobachten.

a) Die *Dorsalis pedis* schickt am Fussrücken die *Tarsea externa* ab und begiebt sich selbst zwischen der inneren und der grossen mittleren Zehe an die plantare Seite der letzteren. Zwischen der *Dorsalis pedis* und der *Tibialis postica* existiert in der *Planta pedis* eine *Anastomose*.

b) Die *Interossea* wird an der Grenze zwischen dem oberen

und mittleren Drittel des Unterschenkels schwach und verläuft zwischen Tibia und Fibula (distal dieser angeschlossen) bis gegen das Sprunggelenk herab, um hier mit der Saphena eine Anastomose einzugehen. An der Stelle, wo die beiden Unterschenkelknochen schon ganz nahe aneinander liegen, zweigt von der Interossea ein relativ starker Ramus perforans ab, der an der Vorderseite tief gelagert zum Sprunggelenke verläuft und hier sich mit einem Ramus ascendens der Tarsea externa verbindet.

### *Macropus thetidus.*

Die Arteria saphena wird am Sprunggelenke, nachdem sie vorher die Dorsalis pedis abgegeben, zur primären Tibialis postica.

Die Arteria poplitea gabelt sich in die primäre Tibialis antica und in die Interossea; erstere lagert anfänglich unter dem Musculus popliteus, tritt zwischen Tibia und Fibula auf die Vorderseite des Unterschenkels und endigt in den Zehenstreckern. Die Arteria interossea setzt den Stamm der Poplitea fort, zieht entlang der Fibula herab und verzweigt sich vorwiegend in den hinteren Muskeln. Am distalen Ende der Membrana interossea spaltet sie sich in einen Ramus posterior und einen Ramus perforans anterior.

### *Phascolomys Wombat* (Taf. 15/16 Fig. 1—3).

Die Arteria saphena Fig. 1 (s) zweigt vor der Adduktoren-lücke ab und lagert oberflächlich, da der Sartorius fehlt. Das Gefäß ist stark entwickelt und schmiegte sich im Bereiche des Sprunggelenkes als primäre Tibialis postica (Fig. 1. t. p. p.) dem gleichnamigen Nerven an. In der Sohle angelangt verzweigt sich die Arterie neben den Sohlennerven und zeigt hinsichtlich der Verästelung eine Ähnlichkeit mit der Volarramifikation der Mediana bei vielen Tieren. Die vier Arteriae metatarsae, welche aus der Sohlenfortsetzung der primären Tibialis postica hervor-



gehen, spalten sich an den Metatarsophalangealgelenken in die *Digitales propriae* und anastomosieren hier mit den *Arteriae metatarsae* des *Dorsum pedis*. Ein Seitenast der *Tibialis postica*, die *Arteria plantaris externa*, ist schwach, kurz und inoskuiert in die *Metatarsa III*.

Von der *Saphena* zweigen ab: ein Ast für den tibialen Teil des Kniegelenkes (Fig. 1, a. g') als Ergänzung einer *Articularis genu* (a. g.) aus der *Cruralis*, ferner entsprechend den *Tibia-knorren* ein schwacher Dorsalast, *Dorsalis pedis superficialis* (Fig. 1, d. p. s.), der, oberflächlich am Fussrücken untergebracht, mit nachbarlichen Arterien vermittelt Anastomosen ein stärkeres Geflecht bildet, aus welchem gleichfalls superfiziell gelagerte *Metatarsae* entspringen, die sich als *Digitales dorsales* weiter verzweigen.

Zu den Anastomosen, welche mit dem *Ramus dorsalis superficialis* der *Saphena* das Geflecht darstellen, gehören:

a) Äste aus dem Stamme der *Saphena*, welche unterhalb des *Malleolus internus* entspringen (Fig. 1 und 3 +).

b) Äste des *Ramus posterior* der *Saphena* (Fig. 1 + +).

Von diesem Zweige der *Saphena* habe ich noch nicht gesprochen; derselbe entspringt von dem unteren Drittel des Stammes (Fig. 3, r. p.), zieht unter den Sehnen des *Tibialis posticus* und des *Flexor digitorum*, dem Skelete angelagert, lateralwärts, schickt einen starken perforierenden Zweig (Fig. 2 d. p. p.) der einen Teil der *Dorsalis pedis* ersetzt zwischen den beiden Unterschenkelknochen zum Fussrücken, windet sich dann unterhalb des *Malleolus externus* um den äusseren Fussrand und anastomosiert, nachdem er sich vorher in mehrere Äste (Fig. 1 + +) gespalten hat, mit dem oben erwähnten oberflächlichen Arterien-netze des Fussrückens. Bemerkenswert ist ferner, dass der Stamm dieser Arterie durch Anastomosen mit den sub a. beschriebenen Ästen einen vor den *Metatarsusbasen* gelagerten Bogen bildet, aus dem schwach entwickelte und zugleich tiefliegende *Meta-*

tarseae dorsales hervorgehen. Diese inoskulieren in den Hautfalten der Zehen mit den oberflächlichen Metatarsae des Arteriengeflechtes.

Die Arteria tibialis antica (Fig. 2 t. a. p.) ist ziemlich stark. Sie giebt mehrere Zweige an die Zehenstrecker ab und anastomosiert vermitteltst eines relativ schwachen Astes (Fig. 2 a) mit der Dorsalis pedis (Fig. 2 d. p. p.) und dem Ramus dorsalis superficialis der Saphena (Fig. 2 d. p. s.). Der anastomotische Ast begleitet den Nervus peroneus profundus.

Die Arteria poplitea (Fig. 3 p.) spaltet sich in die primäre Tibialis antica (Fig. 3 t. a. p.) und in einen absteigenden Stamm, welcher sich ausschliesslich in Muskelzweige (Fig. 31, r. m.) auflöst. Unter diesen ist am interessantesten eine medial gelegene Arterie (Fig. 3 a), die etwas seitlich von dem hinteren Schienbeinnerven herabzieht und sich in die Arteria plantaris externa einsenkt.

Die Arteria interossea ist nicht vorhanden.

Der tiefliegende Bogen der Fusssohle fehlt, an seiner Stelle findet man bloss einige Rami perforantes der Metatarsae dorsales.

### Edentaten.

Nach den Angaben von J. Hyrtl<sup>1)</sup> besitzen *Manis Macrura*, *Myrmecophaga Tamandua*, *Dasyus novemcinctus*, *Bradypus torquatus* und *Orycteropus capensis* je eine sekundäre Tibialis antica und postica, die dem Verlaufe nach sich ähnlich wie beim Menschen stellen.

Eine Arteria saphena wird nur für *Manis* und *Myrmecophaga* beschrieben und zwar in Form eines Geflechtes, welches sich bei *Manis* am inneren Knöchel in dorsale und plantare Zweige auflöst, bei *Myrmecophaga* seine Äste teils unter dem *Musculus tibialis anticus* eindringen, teils zum Fussrücken

<sup>1)</sup> Beiträge z. vergl. Angiologie. Denkschrift der Kaiserl. Akad. Bd. 6. Wien 1854.

verlaufen lässt, wo sie mit Ästen der *Tibialis antica* anastomosieren.

Die als *Peronea* bezeichnete Arterie entspricht dem gleichnamigen Gefässe beim Menschen nicht.

Ich selbst habe die Arterien der hinteren Extremität an *Dasybus villosus* und *Bradypus bidactylus* untersucht.

*Dasybus villosus* (Taf. 15/16, Fig. 4).

Dieses Tier zeigt nachstehende Verhältnisse. Die *Arteria saphena* bildet ein Geflecht, welches sich aus einem Stamm (s) und aus sechs einem besonderen Trunkus angehörenden Nebenzweigen zusammensetzt (d. p und b). Beide gehen aus der *Poplitea* hervor, der *Truncus communis* oberhalb des Einzelstammes. Das Geflecht als Ganzes kreuzt sich mit dem inneren Kopfe des *Musculus gastrocnemius* (g) an dessen Ursprünge und gelangt auf diese Weise an die Innenseite des Unterschenkels, wo es oberflächlich gelagert gegen den Fuss herabzieht. In der Mitte des ersteren angelangt spaltet sich das Geflecht in zwei Stränge, in einen vorderen (d.p) und einen hinteren Strang (b). Der hintere Strang besteht aus dem Einzelstamme und aus drei Nebenzweigen; das distale Stück des Trunkus, die primäre *Tibialis postica* (t. p. p), schliesst sich oberhalb des Sprunggelenkes dem *Nervus tibialis posticus* an und wird zur *Arteria plantaris*, die sich ähnlich der Hohlhandverzweigung der *Arteria mediana* ramifiziert. In ihrer Begleitung verlaufen zwei Äste des Geflechtes die hier in Seitenzweige des Stammes inoskulieren. Der vordere Strang (d. p.) tritt unter dem *Musculus tibialis anticus* auf den Fussrücken über und wird durch Konflux der ihn zusammensetzenden Arterien zur *Arteria dorsalis pedis profunda*.

Die *Poplitea* (p) giebt einige mehrstämmige *Rami musculares* ab und entsendet eine in ein Geflecht aufgelöste primäre

Tibialis antica und als Fortsetzung des Stammes selbst eine auf der Membrana interossea ruhende, aus zwei Zweigen bestehende Arteria interossea, die bis an das Sprunggelenk herabreicht. An diesem Gelenk separieren sich die zwei Zweige von einander; einer verbleibt rückwärts, während der andere sich ähnlich dem Ramus perforans anterior der Peronea verhält.

### *Bradypus bidactylus.*

Die Arteria femoralis tritt durch die Adduktorlücke in die Kniekehle ein und ist samt ihrer Fortsetzung, der Poplitea, von einem dichten Arteriengeflechte umgeben. In der Fossa poplitea angelangt, spaltet sich der arterielle Plexus in zwei Nebengeflechte; aus dem einen geht die Tibialis antica und die Interossea, aus dem anderen die Tibialis postica hervor. Die Spaltung findet in der Weise statt, dass der Plexus tibialis posticus zuerst abgeht, und hierauf der Plexus popliteus unter den gleichnamigen Muskel sich schiebt (von diesem bedeckt wird), um sich erst hier in den Plexus tibialis anticus und Plexus interosseus zu teilen.

Der Plexus tibialis posticus liegt proximal auf der dorsalen Seite des Musculus popliteus und verläuft im engen Anschlusse an den hinteren Schienbeinnerven gegen die Planta pedis. Das Geflecht besteht anfänglich aus fünf Arterien, unter welchen das centrale Gefäss am stärksten ist. Weiter unten finden sich nur mehr vier Arterien, die sich am Eingange in die Fussohle in eine zweistämmige Plantaris interna und eine gleichfalls zweistämmige Plantaris externa gruppieren.

Die Plantaris interna enthält das Stammgefäss, die Tibialis postica; dieselbe verläuft mit dem gleichnamigen Nerven und spaltet sich in zwei starke Äste, von welchen der mediale die innere Zehe und den medialen Rand der zweiten Zehe versorgt, während der andere Ast für die äussere Seite der zweiten



und die innere Seite der dritten Zehe bestimmt ist. Dieser Ast anastomosiert mit der entsprechenden Arteria digitalis dorsalis.

Die Arteria plantaris externa begleitet den äusseren Sohlennerven; sie ist schwach und sendet neben dem tiefen Sohlennerven ein zartes dreistämmiges Geflecht dem Arcus profundus entgegen. An der Abgangsstelle anastomosiert dieses Geflecht a) mit der Plantaris interna und formiert den oberflächlichen Bogen, b) mit der Arteria plantaris profunda externa Hyrtls<sup>1)</sup>, die oberhalb des Sprunggelenkes aus dem Plexus tibialis posticus hervorgeht und von aussen her das genannte Gelenk umgreift. Das Endstück dieser Arterie öffnet sich in einen Seitenast der Plantaris interna.

Die neben dem Nervus plantaris externus zur dritten Zehe ziehende Arterie stammt aus der inneren Sohlenarterie und erhält eine Verstärkung von Seite der Metatarsae dorsalis III.

Der tiefliegende Sohlenbogen wird von einem Aste der Arteria plantaris interna, dem zarten Geflechte der Plantaris externa und einem Zweige des Plexus tibialis posterior, welcher unter der Caro quadrata seinen Verlauf nimmt, gebildet. Diese Arterie entspricht wahrscheinlich dem von Hyrtl als Arteria plantaris profunda interna bezeichneten Gefäss.

Der Plexus tibialis anticus, welcher aus mehreren Stämmen besteht, tritt durch die Membrana interossea auf die Streckseite des Unterschenkels über und wandelt sich durch Anastomosen in ein unpaares Gefäss um, das sich aber bald wieder in zwei Arterien spaltet. Diese formieren durch Verbindungen zwei Arterieninseln und zwar eine am unteren Ende der Tibia, die zweite am Sprunggelenke. Das Arteriengeflecht sowie die Nervi peronei liegen nicht auf der Membrana interossea, sondern bedeckt von dem Extensor digitorum longus auf einem äusserst kräftigen Muskel, der die ganze

---

1) Beiträge z. vergl. Angiologie. Denkschr. d. Akad. Wien. 1854.



Breitseite des Unterschenkels einnimmt und dessen Sehne, nachdem sie sich um den inneren Fussrand herumgewunden hat, in den Flexor digitorum longus übergeht.

Die vorher erwähnten zwei Stämme der Tibialis antica ziehen neben dem Nervus peroneus profundus bis gegen das Sprunggelenk; hier angelangt entfernen sie sich von dem Peroneus profundus und schliessen sich, zu einem Stamme geworden, dem Nervus peroneus superficialis an. Diese Arterie verläuft nun, ganz oberflächlich gelagert, bis an die Zehen herab und spaltet sich in zwei Digitales communes, welche in den zwischen den Grundphalangen befindlichen Hautfalten enthalten sind. Von anderen Ästen dieser eigentümlichen dorsalen Arterie wären zu nennen eine Tarsea externa und die Dorsalis pedis profunda. Die Tarsea externa bohrt sich durch das Fleisch des kurzen Zehenstreckers in die Tiefe und anastomosiert mit einem Zweige der Tibialis postica, welcher zwischen oberflächlicher und tiefer Wadenmuskulatur, dann auf dem lateralen Seitenbände des Sprunggelenkes gelagert auf das Dorsum pedis gelangt. Aus der Anastomose entwickelt sich die zwischen dem dritten und rudimentären vierten Mittelfussknochen befindliche Arteria metatarsa dorsalis III. In Begleitung des von der Tibialis postica abzweigenden Stammes und der Metatarsa dorsalis III befindet sich ein Ast des Nervus tibialis posticus. Die Dorsalis pedis profunda tritt gleichfalls unter den Extensor digitorum brevis und zieht auf dem Fusskelet gelagert und in Begleitung des Nervus peroneus profundus (seines Fussteiles) zehenwärts. Ihre Fortsetzung wird zur Metatarsa dorsalis I, neben welcher der eben genannte Nerv sich zu den Zehen begiebt. Mit der Tarsea externa bildet die Dorsalis pedis profunda einen Arcus dorsalis, welcher die Metatarsa dorsalis II entsendet. Mit dieser Arterie verläuft ein Zweig des vorher beschriebenen Astes von dem hinteren Schienbeinnerven gegen die entsprechenden Zehen.

Arteria interossea. Es findet sich an deren Stelle ein

anfänglich drei, später zweistämmiges Geflecht, welches in die Membrana interossea eingeschlossen herabzieht und am unteren Ende derselben sich in einen Ramus posterior und einen Ramus perforans anterior spaltet. Ersterer inoskuiert in jenen Ast der Tibialis postica, von dem gesagt wurde, dass er sich auf den Fussrücken begiebt, letzterer anastomosiert, tief gelagert, mit den Ästen der Tarsea externa.

Arteria saphena. Von einer eigentlichen Arteria saphena ist nichts zu bemerken; es findet sich bloss eine ganz schwache Arterie, die aus dem Plexus popliteus abzweigt und eine kurze Strecke weit den Nervus saphenus major begleitet. Die Arteria articularis genu suprema stammt aus dem Geflechte der Cruralis.

Eine Zusammenfassung zeigt, dass bei Bradypus die Saphena fehlt und zu ihrem Ersatze die Poplitea eine sekundäre Tibialis antica und postica abschickt. Die letztere verhält sich, von der Geflechtbildung natürlich abgesehen, ihrem ganzen Verlaufe nach typisch, die erstere dagegen weicht insoferne von dem Typus der sekundären vorderen Schienbeinarterie ab, als die Dorsalis pedis profunda nicht die direkte Fortsetzung der Tibialis antica ist, sondern aus dem oberflächlichen Aste derselben hervorgeht. Durch diese Verhältnisse unterscheidet sich Bradypus wesentlich von Dasypus, welcher eine, wenn auch sehr tief entspringende Saphena besitzt. Diese versorgt das Dorsum pedis und die Planta; daher finden wir eine primäre Tibialis antica und postica.

### Nager.

Es liegen wertvolle Angaben von W. Krause<sup>1)</sup> über das Kaninchen vor, sowie einige kurze Bemerkungen von Barkow<sup>2)</sup>. Krause habe ich im ersten Teile dieser Untersuchungen citiert;

1) Die Anatomie des Kaninchens. Leipzig 1884.

2) Disquisitiones recent. de arteriis mammal. et avium. Acta acad. Leop. Carol. Vol. 20.

hinsichtlich der Angaben Barkows wäre bloss zu erwähnen, dass bei *Arctomys citillus* und bei *Sciurus vulgaris* sich die *Femoralis* in die *Tibialis postica* und die *Poplitea* spaltet, wobei aber zu beachten ist, dass Barkows *Tibialis postica* unserer *Arteria saphena* entspricht. Aus seiner Beschreibung ist ferner zu entnehmen, dass bei *Cricetus vulgaris* die *Saphena* rudimentär ist, was indessen sehr unwahrscheinlich erscheint.

#### Kaninchen<sup>1)</sup>.

Die *Arteria femoralis* giebt vor ihrem Eintritte in den Aduktorenschlitz die *Arterie saphena* ab, welche oberflächlich an der Innenseite des Unterschenkels gegen den Fuss hinabsteigt und sich oberhalb des Sprunggelenkes als primäre *Tibialis postica* dem gleichnamigen Nerven anschliesst. Aus dem Wurzelstücke der *Saphena* entspringt, wie schon W. Krause angiebt, die *Arteria articularis suprema*.

Die unter dem *Musculus popliteus* gelagerte *Arteria poplitea* entsendet eine primäre *Tibialis antica*, verläuft hierauf in der Länge von  $1\frac{1}{2}$  – 2 cm an der Hinterseite der *Membrana interossea* bis zur Verwachungsstelle beider Unterschenkelknochen nach abwärts und spaltet sich dann in eine Abart von sekundärer *Tibialis antica*, welche auf die vordere Seite des Unterschenkels übertretend zur *Dorsalis pedis* wird, und in einen hinteren, schwächeren Ast, welcher der *Arteria interossea* entspricht.

Aus der primären *Tibialis antica* geht in einem der untersuchten Fälle ein absteigender Ast hervor, welcher oberflächlich mit den Hautvenen gegen den Fussrücken herabläuft und hier die zweite und dritte *Metatarsa dorsalis* formiert. Diese anastomosieren in der Tiefe der Interstitien mit den *Metatarsae plantares*. Die *Metarsa*

<sup>1)</sup> Zur Anat. etc. d. Art des Vorderarmes. I. Teil, Taf. V/VI, Fig. 6 u. 7.

dorsalis prima, von der ein Ramus perforans in die Sohle eintritt, entstammt der Dorsalis pedis.

Die Tibialis postica verzweigt sich in einer dem Typus der Mediana ähnlichen Weise.

### Carnivoren.

In den Lehrbüchern der Anatomie der Haussäugetiere heisst es allgemein, dass die Fleischfresser eine starke mit ihrer Verzweigung bis an die Zehen herabreichende Arteria saphena besitzen. Es wird auch eines dorsalen Astes der Saphena Erwähnung gethan, welcher auf den Tarsusrücken gelangen und daselbst mit Zweigen der Dorsalis pedis anastomosieren soll. Im Gegensatz zur Saphena wird die Tibialis postica, die auch die Nutritia tibia abschickt, als schwächerer Muskelast beschrieben.

Bei *Mustela martis* ist nach Barkows Schilderung eine als Tibialis postica bezeichnete Saphena und eine (sekundäre) Tibialis antica vorhanden.

Eine ausführliche Beschreibung der Extremitätengefässe des Hundes enthält Ellenbergers und Baums „Systematische und topographische Anatomie“. Nach dieser entspringt die Arteria saphena distal von der Mitte des Femur und läuft mit dem N. saphenus und der V. saphena fusswärts bis zum proximalen Ende der Tibia, wo sie sich in einen Ramus dorsalis und einen Ramus plantaris spaltet. Der R. dorsalis, oft viel schwächer als der R. plantaris, zieht an der medialen Tibiafläche fusswärts, gelangt zunächst an den Innenrand der Sehne des Tibialis anticus, später an die Beugefläche des Tarsus und anastomosiert durch 1—2 Rami anastomotici mit dem R. superficialis der A. tibialis antica. Der R. plantaris der Saphena schliesst sich dem Nervus tibialis posticus an und anastomosiert mit der A. tibialis postica. Die A. articularis genu suprema entspringt in gleicher Höhe mit der Saphena.

Die A. poplitea giebt die A. tibialis postica ab, gelangt

durch das Spatium interosseum zwischen Tibia und Fibula hindurchtretend auf die laterale, dorsale Fläche des Unterschenkels und nimmt nunmehr den Namen *A. tibialis antica* an. Die *A. tibialis postica* ist beim Hunde nur als Rudiment vorhanden; an ihre Stelle tritt die *Saphena*. Die *Tibialis postica* dringt in den *M. flex. dig. long.* ein und verbreitet sich in diesem und in dessen Sehne. Die *A. tibialis antica* geht als *A. dorsalis pedis* zehenwärts, gelangt auf den Metatarsus und tritt dann zwischen Mt. 2 und 3 hindurch auf die Plantarfläche des Metatarsus, wo sie der *A. plantaris profunda* entspricht. Diese anastomosiert mit der *A. plantaris lateralis* und *medialis* der *A. saphena* und bildet gemeinsam mit ihnen den *Arcus plantaris*.

Nach meiner Erfahrung verhalten sich die Arterien der hinteren Extremität beim Hund in folgender Weise: Es ist eine *Arteria saphena* vorhanden, die oberhalb der Eintrittsstelle der *Femoralis* in die *Fossa poplitea* abzweigt und oberflächlich bleibend zehenwärts zieht. Über dem Sprunggelenke gesellt sich der Stamm der *Saphena* dem *Nervus tibialis posticus* als primäre *Tibialis postica* bei, welche in der Fussohle angelangt, in zwei schwache *Arteriae plantares* zerfällt. Vom Stamme der *Saphena* löst sich ein *Ramus dorsalis superficialis* ab, der vor der Sehne des *Musculus tibialis anticus* gelagert den Fussrücken erreicht und neben anderen Zweigen auch Anastomosen zu der *Metatarsa* III und IV abschickt. Auch findet sich ein *Ramus posterior* der *Arteria saphena* vor, welcher zwischen der Sehne des hinteren Schienbeinmuskels und der Tibia hindurchschlüpft, um die hintere Seite des Unterschenkels zu gewinnen.

Die *Arteria poplitea* zieht unter dem gleichnamigen Muskel hinweg. Aus ihr zweigen unterhalb dieses Muskels ab:

a) Eine stärkere Arterie, die proximal in den am Wadenbeine entspringenden Flexorenkopf eintritt.

b) Die *Nutritia tibiae*.

Der Stamm selbst durchsetzt als sekundäre *Arteria tibialis*



antica das Interstitium interosseum, wird distal zur Dorsalis pedis profunda, welche, nachdem sie an die übrigen Metatarsalräume Seitenäste abgegeben, das Interstitium metatarseum II perforiert, um mit der Plantaris externa den Arcus profundus zu bilden. Aus dem Stamme der Plantaris profunda, welcher auch mit der inneren Sohlenarterie anastomosiert, entwickeln sich drei tiefliegende Mittelfussarterien. Die in den Wadenbeinkopf des Flexor digitorum eindringende Arterie verläuft im Fleische weit abwärts und anastomosiert ganz unten mit dem Ramus posterior der Saphena, sowie indirekt mit einem zarten, in die Rinne zwischen Tibia und Fibula gebetteten Gefässe, welches aus der Nutritia tibiae hervorgeht und direkt in einen aufsteigenden Ast des genannten Ramus posterior inoskuliert. Ein Stück dieses feinen Gefässes dürfte der Interossea entsprechen, während der starke Muskelast, den Ellenberger und Baum als Tibialis postica bezeichnen, mit dieser Arterie nichts gemein hat, und eher dem proximalen Stück der Peronea homolog sein dürfte.

Katze (Taf. 15/16 Fig. 5 und 6).

In der Mitte des Oberschenkels zweigt von der Femoralis die oberflächlich verlaufende Arteria saphena (Fig. 5 s) ab, welche distal zur primären Tibialis postica (Fig. 5 t. p. p.) wird. Ein schwacher, vorderer Ast der Saphena zieht mit der gleichnamigen Vene auf den Fussrücken hinab und anastomosiert mit den Ästen der Arteria dorsalis pedis. Ein Ramus posterior der Saphena (Fig. 5 b) verläuft unterhalb der Sehne des Musculus tibialis posticus auf die hintere Seite des Unterschenkels und anastomosiert mit dem Ramus perforans (Fig. 6 r. p.) der Tibialis antica. Die beiden Arterienbogen der Fusssole verhalten sich ähnlich wie beim Hund.

Die Arteria poplitea (Fig. 6 p.) zieht unter dem Musculus popliteus (P) distalwärts und spaltet sich in zwei Äste, in eine stärkere sekundäre Arteria tibialis antica, die zur Dorsalis pedis

profunda und nach Perforation des Interstitium metatarsaleum II zur Plantaris profunda wird, und in einen schwächeren hinteren Ast, der als Fortsetzung der Poplitea sich in zwei längere Zweige gabelt, von welchen der eine die Nutritia tibia (n. t.), der andere die Nutritia fibulae (n. f.) repräsentiert.

Die sekundäre Tibialis antica giebt nach hinten einen Ramus perforans ab (Fig. 5 u. 6. r. p.), welcher mit der Tibialis postica und, wie oben erwähnt, mit dem hinteren Ast der Saphena anastomosiert. Der Ramus perforans der Tibialis antica dürfte dem distalen Stücke der Interossea entsprechen.

### Ungulaten<sup>1)</sup>.

#### Pferd.

Es ist eine Arteria saphena vorhanden, die in Begleitung der Vena saphena major und der medialen Hautnerven oberflächlich herabzieht. Unterhalb der Mitte des Unterschenkels schliesst sich dieses Gefäss dem hinteren Schienbeinnerven an und wird somit zur primären Tibialis postica, deren Fortsetzung als Plantaris superficialis die Sohlennerven begleitet.

Am Sprunggelenke anastomosiert die Saphena mit einem von den Autoren als innere Sprunggelenksarterie bezeichneten Gefässe, am distalen Ende des Metatarsus mit der Arteria plantaris profunda (der grossen Schienbeinarterie der Autoren).

Die Arteria poplitea liegt bedeckt von dem gleichnamigen Muskel und spaltet sich am proximalen Ende des Unterschenkels in die sekundäre Tibialis antica und in die Fortsetzung des Stammes, die Peronea. Die Tibialis antica verläuft wie beim

<sup>1)</sup> Literatur: F. A. Leyh, Handb. d. Anat. d. Haussäuget., Stuttg. 1850. J. F. Müller, Lehrb. d. Anat. d. Haussäuget., Wien 1885. A. G. T. Leisering u. C. Müller, Handb. d. vergl. Anat. d. Haussäuget., Berlin 1885 und L. Frank, Handb. d. Anat. d. Haustiere, 3. Aufl., von P. Martin, Stuttg. 1892. M. Sussdorf, Die Verteilung der Arterien und Nerven an Hand und Fuss der Haussäugetiere. Stuttg. 1889.

Menschen. Ihr distales Stück, die *Dorsalis pedis* giebt am Tarsusrücken eine schwache *Metatarsa dorsalis* ab, die zwischen dem Schien- und dem lateralen Griffelbeine nach unten gleitet und am distalen Ende des letzteren auf die Sohle umbeugt, um in die *Plantaris superficialis* zu inoskulieren. Der Stamm der *Dorsalis pedis* selbst zieht durch den Gefässkanal des Tarsus in die Sohle hinein, um hier als *Arteria plantaris profunda* (grosse Schienbeinarterie der Autoren), direkt am Skelete gelagert weiter zu verlaufen. Am Metatarsophalangealgelenke anastomosiert die *Plantaris profunda* mit der *Plantaris superficialis*, und aus dieser Verbindung gehen zwei Digitalarterien hervor, von welchen die innere vorwiegend aus der *Plantaris superficialis*, die äussere vorwiegend aus der *Plantaris profunda* sich rekrutiert.

Die *Arteria peronea* (die *Tibialis postica* der Autoren) passiert den Bauch des Hufbeugers und anastomosiert distal indirekt mit der *Saphena*. Unterhalb der *Peronea* zweigt vom fortlaufenden Stamme der *Poplitea* die *Nutritia tibiae* ab, während der Stamm selbst sich noch eine Strecke weit in der Tiefe fortsetzt. Diese Schilderung stimmt nicht vollständig mit den Angaben der Literatur überein; denn allgemein wird die *Saphena* des Pferdes als ein dünnes Gefäss beschrieben, welches sich nicht in die *Plantaris* fortsetzen soll. Diese wird vielmehr von der *Tibialis postica* (der Autoren) abgeleitet, welche an der inneren Seite der Achillessehne eine Schlinge (innere Sprunggelenksarterie) bildet.

Die *Saphena* endigt bereits am Sprunggelenke, wo sie in einen Seitenast der Schlinge (in die rückläufige Unterschenkelarterie) inoskuliert. Es liegt demnach in meinem Falle eine Anomalie vor, die jedoch nicht eben selten zu sein scheint, da Leisering und Müller<sup>1)</sup> die Bemerkung machen: die *Saphena* sei nicht selten stärker als unter gewöhnlichen Verhältnissen, die Verbindung mit der *Tibialis postica* fehle, und die *Saphena* gehe

<sup>1)</sup> l. c.

dann unmittelbar in die innere Sprunggelenksarterie (der Autoren) über. Auch das Vorkommen, dass, wie an meinem Präparate, der Hauptstamm der Dorsalis pedis den Tarsalkanal durchsetzt und eine rudimentäre Metatarsa III absendet, nicht aber, wie in der Regel, eine Arteria tarsea perforans abgeschickt wird, während der fortlaufende Stamm selbst am Tarsusrücken distalwärts hinzieht und zwischen dem Metatarsus III und Metatarsus IV in die Sohle eindringt, repräsentiert eine nicht gerade seltene Anomalie.

Bei den Wiederkäuern und beim Schweine, deren Tibialis postica (der Autoren) schwach ist, entfaltet sich die Saphena in bedeutendem Masse, daher diese gegebenenfalls zum Ersatze der sonst von der hinteren Schienbeinarterie abgehenden distalen Äste herangezogen wird.

Meine Auffassung deckt sich in einem wesentlichen Punkte nicht mit jener der Autoren. Ich kann es nämlich nicht gutheissen, dass man das an der hinteren Seite des Unterschenkels verlaufende Gefäss als Tibialis postica bezeichnet. Seine Lage zu den Muskeln, sowie der Umstand, dass es nicht neben dem hinteren Schienbeinnerven verläuft, charakterisieren genügend die falsche Terminologie. Eine primäre Tibialis postica ist dagegen vorhanden, und zwar entweder nur gebildet von der Saphena oder gemeinsam von dieser und der Tibialis postica der Autoren.

Ich kann es nicht unterlassen, auch an dieser Stelle wieder auf die schwerfällige, unpraktische und vielfach morphologisch inkorrekte Nomenklatur in den Lehrbüchern der Anatomie der Haussäugetiere hinzuweisen. Zu dem bereits citierten Beispiele der Tibialis postica will ich hier noch bemerken, dass als Arteria peronea ein Seitenast der Tibialis antica angeführt wird.

Mouflon (Taf. 15/16, Fig. 7 u. 8.).

Bevor die Femoralis den Adduktor durchsetzt, giebt sie eine mässig entwickelte Saphena (Fig. 7 s.) ab, die in ihrem ganzen Verlaufe oberflächlich bleibt. Diese Arterie entsendet im Bereiche des Sprunggelenkes einige Zweige und wird hierauf zur primären



Tibialis postica (Fig. 7, t. p. p.), deren plantare Fortsetzung (Arteria plantaris) eine in die Länge gezogene Insel bildet. Die Plantaris anastomosiert am Fessel mit der zwischen den Zehen in die Sohle ziehenden Metatarsa dorsalis (Fig. 7 m.), und aus der Vereinigung beider geht die grosse Digitalarterie hervor. Jede Digitalis propria besitzt einen Ramus dorsalis. Die Arteria poplitea schickt eine sekundäre Arteria tibialis antica (Fig. 8, t. a.) ab und setzt sich selbst zwischen Tibia und Fibula gelagert nach unten fort, um als Ernährungsarterie des Schienbeines zu endigen.

Die Tibialis antica bildet eine Insel, da ein Ast (Fig. 8 c.) derselben, welcher mit dem Nervus peroneus superficialis verläuft, am Sprunggelenke wieder zum Stamme der Dorsalis pedis zurückkehrt.

### Pinnipeden.

*Phoca vitulina* (Taf. 15/16, Fig. 9).

Knapp oberhalb des Kniegelenkes zweigt von der Femoralis die Arteria saphena (s.) ab, welche am distalen Abschnitte des Unterschenkels zur primären Tibialis postica wird.

Die Arteria poplitea (p) schickt am oberen Rande des Musculus popliteus einen starken Ast (r. m.) ab, der auf diesem Muskel gelagert herabzieht und nebst Muskelästen eine Begleiterarterie des Nervus tibialis posticus entsendet.

Der Stamm der Poplitea schiebt sich unter dem Kniekehlenmuskel durch, schickt eine primäre Tibialis antica an die dorsale Seite des Unterschenkels und setzt sich in eine äusserst starke Interossea (i) fort, die auf der Zwischenknochenmembran gelagert verläuft. Am distalen Ende des Unterschenkels spaltet sich die Arteria interossea in einen Ramus anterior (r. a.) und einen Ramus posterior (r. p.); ersterer ist stärker, perforiert die Membrana interossea und wird zur Dorsalis pedis, letzterer verzweigt sich an der plantaren Seite des Sprunggelenkes.



### Insectivoren.

Igel. (Taf. 15/16, Fig. 10 u. 11.)

Vor dem Eindringen der Femoralis in den Adduktorenschlitz zweigt die Arteria saphena (s.) ab, die oberflächlich verläuft und bereits am Kniegelenke einen Ramus dorsalis und einen Ramus posterior abschickt.

Der Ramus dorsalis (d. p.) tritt unter der Sehne des vorderen Schienbeinmuskels als Dorsalis pedis profunda auf den Fussrücken über und ist vor den Basen der Metatarsusknochen in einen Bogen gelegt, aus dem einige Metatarsaeae dorsales entspringen. Der Ramus posterior (b.) verläuft zwischen der Tibia und der Sehne des hinteren Schienbeinmuskels, liegt somit in der Tiefe auf dem Skelete und anastomosiert mit der primären Tibialis postica (t. p. p.), die dem fortlaufenden Stamme der Saphena angehört, sowie mit dem Rudimente der Arteria interossea.

Die primäre Tibialis postica spaltet sich in eine starke Plantaris interna (Fig. 11, pl. i.), welche den Stamm fortsetzt, und in eine schwächere Plantaris externa (pl. e.), die den äusseren Rand der fünften Zehe erreicht.

Die Arteria poplitea schlüpft unter dem Musculus popliteus durch und wird hauptsächlich zur primären Tibialis antica, die hier einen langen oberflächlichen Dorsalast führt. Ein Zweig dieses Astes, der allerdings sehr zart ist, verläuft anfänglich neben dem Nervus peroneus, biegt sich entsprechend dem Sprunggelenke in das subkutane Zellgewebe, anastomosiert mit dem Ramus dorsalis der Saphena und entsendet einige neben den Hautvenen des Fussrückens gelagerte Zweige.

Auf dem Musculus popliteus liegt ein starker Ramus muscularis (Fig. 11, r. m.) der durch seine Beziehung zu dem hinteren Schienbeinnerven einiges Interesse erweckt. Dieser Ramus muscularis spaltet sich nämlich in zwei Zweige, in einen lateralen

und einen medialen Zweig. Der laterale Zweig (l.) dringt in den Flexor digitorum ein, während der mediale (m.) als Begleitarterie des Nervus tibialis posticus zehnwärts zieht und am Sprunggelenke in die primäre hintere Schienbeinarterie (t. p. p.) inoskuliert. In der Abbildung ist die Comitans des Nerven ein wenig zu stark ausgefallen.

Ganz in der Tiefe, auf der Membrana interossea, findet sich als fortlaufender Stamm der Poplitea eine schwache Arteria interossea.

### Chiropteren.

*Pteropus* (Taf. 15/16, Fig. 12 u. Taf. 15/16, Fig. 1.).

Der Stamm der Arteria femoralis (Fig. 12, C.) geht, nachdem er die Leibeshöhle verlassen hat, direkt in die Arteria saphena (s.) über. Diese verläuft in ihrer ganzen Länge subkutan und wird im Bereiche des Sprunggelenkes durch Anschluss an den hinteren Schienbeinnerven zur primären Arteria tibialis postica. An der Hinterseite des Oberschenkels findet sich eine aus zwei Stämmen bestehende Arteria ischiadica (Fig. 1, J.), die am Eintritte in die Beckenhöhle zu einer unpaaren Arterie wird.

Der mediale Stamm (Fig. 11, m.) dringt an der hinteren Seite des Unterschenkels in die Tiefe und dürfte der Interossea entsprechen; diese entsendet eine primäre Tibialis antica. Der laterale Stamm (l.) krümmt sich neben dem Nervus peroneus um die Fibula herum, um weiter unten mit dem oberflächlichen Ast dieses Nerven gegen den Fussrücken zu verlaufen. Über die Endverzweigung dieser Arterie vermag ich keine Angaben zu machen, da sie nicht injiziert war.

### Halbaffen.

*Lemur varius* (Taf. 17/18, Fig. 2—4).

Die Arteria saphena (Fig. 2, s.) ist rudimentär; dieselbe entspringt an der Adduktorenlücke aus der Femoralis und steckt

in der Kniegegend zwischen dem Sartorius und dem Gracilis. In dieser Gegend entsendet die Arterie einen Ast, der sich am äusseren Tibiaknorren ramifiziert, während die eigentliche Articularis genu suprema direkt aus der Cruralis hervorgeht. Die rudimentäre Saphena lagert sich entsprechend dem Sprunggelenke vor die Sehnen des Extensor hallucis und Tibialis anticus und begiebt sich zum Interstitium metatarses I, wo sie mit der Dorsalis pedis profunda aus der Peronea anastomosiert und einen schwachen Ramus perforans gegen die Sohle hinabschickt. Aus dem Endstücke der Saphena sowie aus der Anastomose geht je eine Metatarses dorsalis ab (siehe die Abbildung).

Der Fussanteil der Saphena entspricht demnach der Dorsalis pedis superficialis. Von dem Stammenteile der Dorsalis pedis profunda scheint noch ein Rudiment vorhanden zu sein; es zweigt nämlich in der Gegend des Malleolus internus von der Saphena ein Ast (Fig. 2, b.) ab, der den inneren Fussrand versorgt und zur Digitalis medialis der ersten Zehe wird. Dieser Ast, der nebenbei bemerkt mit dem Hauptstamme der Fusssohlenarterie eine Verbindung eingeht, sendet nun unter den Sehnen des Tibialis anticus und des Extensor hallucis zur Dorsalis pedis der Peronea eine Anastomose (Fig. 2, a.), die man als rudimentäre Dorsalis pedis profunda der Saphena ansprechen könnte.

Die Arteria poplitea (Fig. 3, p.) giebt zunächst eine sekundäre Tibialis postica (Fig. 3, t. p.) ab und spaltet sich tiefer unten in die primäre Tibialis antica (Fig. 3, t. a. p.) und in die Peronea (Fig. 3, f.).

Die im Vergleiche mit den Verhältnissen am menschlichen Unterschenkel hoch entspringende Tibialis postica lagert in der Rinne zwischen den beiden Zehenbeugern, verläuft mit dem gleichnamigen Nerven in die Fusssohle hinein und verzweigt sich von einem Stamme (Arteria plantaris interna) aus ähnlich

der Mediana bei vielen Tieren (Fig. 4, pl. i.). Das Gefäss zerfällt in vier Metatarsae plantares, von welchen die vierte drei Digitalarterien entsendet.

Die Arteria plantaris externa (Fig. 4, pl. e.) ist äusserst mangelhaft; als solche könnte nämlich ein Zweig angesehen werden, welcher eine Strecke weit den Nervus plantaris externus begleitet und mit einem stärkeren Seitenzweig der Metatarsae IV. die laterale Digitalis der fünften Zehe bildet. Ein Reiserchen der Plantaris externa, welches dem tiefen Aste des gleichnamigen Nerven beigeschlossen ist, setzt mit den perforierenden Zweigen der Metatarsae dorsales einen schwachen tiefen Sohlenbogen zusammen.

Die Tibialis antica erschöpft sich in den Zehenstreckern, führt aber einen absteigenden Ast (Fig. 2 c.), der in Begleitung des Nervus peroneus superficialis den Fussrücken erreicht und sich hier in einige Arteriae metatarsae auflöst.

Die Arteria peronea (Fig. 2 u. 3, f.) ist stark und verhält sich wie beim Menschen, mit Ausnahme dessen, dass der Einschluss ihres zwischen Tibialis anticus und dem sogen. Flexor communis eingeschobenen proximalen Stückes in einen Sehnenkanal nicht deutlich entwickelt ist. Das Gefäss ist mächtig, weil es den tiefen Dorsalast der Saphena zu ersetzen berufen ist. Die Dorsalis pedis arteriae peroneae zieht gegen das Interstitium metatarsaeum II, dessen Metatarsae sie abgiebt, und bildet vor den Basen der Mittelfussknochen einen Bogen, aus dem die übrigen Mittelfussarterien abzweigen. Diese spalten sich in Zehenarterien und anastomosieren an den Hautfalten der Zehen mit den plantaren Metatarsae.

Lemur catta (Taf. V/VI des ersten Teiles, Fig. 8).

Die Arteria saphena ist rudimentär; sie entspringt vor dem Eintritte der Femoralis in die Adduktorenlücke und liegt am Oberschenkel nicht oberflächlich, sondern zwischen

Sartorius und Adduktor. Schon im Bereiche des Sprunggelenkes mündet sie in die sekundäre Tibialis postica ein.

Die Arteria poplitea liegt auf dem gleichnamigen Muskel und spaltet sich an dem unteren Rande desselben in eine sekundäre hintere Schienbeinarterie, die sich wie beim Menschen verhält, und in einen Truncus communis für eine primäre Tibialis antica und die Peronea.

Die vordere Schienbeinarterie giebt einen Ast ab der in Begleitung des Nervus peroneus superficialis den Fussrücken erreicht.

Die Dorsalis pedis profunda wird von dem Ramus perforans der Peronea beigestellt.

### Pitheci.

Über die Arterien der hinteren Extremität bei den Affen fand ich Angaben in den Schriften von W. Vrolik<sup>1)</sup>, W. Theile<sup>2)</sup>, J. Hyrtl<sup>3)</sup>, R. Hartmann<sup>4)</sup>, Rojecki<sup>5)</sup>, J. Popowski<sup>6)</sup> und P. Eisler<sup>7)</sup>.

Vrolik bemerkt, dass sich beim Schimpansen die Verzweigung der Cruralis ähnlich wie beim Menschen verhalte, doch scheint, nach seiner Beschreibung zu urteilen, auch eine Arteria saphena vorhanden zu sein. Theile, der die Gefässe von Simia Inuus beschreibt, lässt die Arteria saphena, die er Pediaea nennt, aus dem unteren Ende der Femoralis entspringen. Sie tritt unterhalb des hinteren Randes des Sartorius hervor und wird distal zur Arteria dorsalis pedis. Die Saphena besitzt überdies einen Ramus dorsalis superficialis und einen Ramus posterior, der dem

1) Rech. comp. s. l. Chimpanse. Amsterdam 1841.

2) Über das Arteriensystem v. Simia Inuus. Müllers Arch. 1852.

3) Neue Wundernetze etc. Denksch. d. Kais. Akad. Wien 1864.

4) Die menschenähnlichen Affen etc. Leipzig 1883.

5) Circul. arter. ch. l. Macacus etc. Journ. de l. Anat. 1889.

6) Anatomischer Anzeiger 1893.

7) Das Gefäss- u. periphere Nervensystem des Gorilla. Halle a/S. 1890.



von mir beschriebenen gleichnamigen Aste entspricht. Die *Tibialis antica* steigt nicht bis an das Sprunggelenk herab. Die *Tibialis postica* und die *Peronea* benehmen sich ähnlich wie beim Menschen. Die *Articularis genu suprema* entspringt aus der *Saphena* oder direkt aus der *Cruralis*, die *Metatarsae dorsales* treten zwischen den *Metatarsen* auf die plantare Seite über und bilden hier die *Zehenarterien*.

Aus Barkows Beschreibung entnehme ich nur, dass bei *Cynocephalus porcarius* die *Saphena*, welche als *Tibialis postica superior* angeführt wird, in die *Dorsalis pedis* übergeht.

J. Hyrtl beschreibt die Extremitätenarterien von *Ateles*. Aus seinen Angaben geht hervor, dass eine den Fussrücken erreichende *Arteria saphena* vorhanden und dass die Hauptgefässe des Unterschenkels sich wie beim Menschen verhalten.

Nach Hartmanns Auseinandersetzungen ist die *Arteria saphena* ein allen Anthropoiden eigentümliches Gefäss.

Ausführliche Mitteilungen über die Extremitätengefässe von *Macacus cynomolgus* und *M. sinicus* liefert Rojecki. Nach diesem Autor liegt das Oberschenkelstück der *Saphena* bedeckt vom *Sartorius* und spaltet sich in der Mitte des Unterschenkels in drei Äste: in einen vorderen, die *Dorsalis pedis*, einen mittleren oberflächlichen, welcher zum *Metatarsus I* herabzieht und endlich in einen hinteren Ast, der am Sprunggelenke endigt.

Die *Arteria tibialis antica* ist noch nicht vollständig entwickelt, da sie bloss ein Muskelgefäss des Unterschenkels darstellt, doch kann sie bereits mit der *Dorsalis pedis* eine Verbindung eingehen.

Die *Arteria tibialis postica* verhält sich wie beim Menschen und anastomosiert mit dem hinteren Aste der *Saphena*. Die *Arteria peronea* soll vorhanden sein und gleichfalls mit dem *Ramus posterior* der *Saphena* in Verbindung treten, die beiden *Arteriae plantares* sind von gleicher Stärke.

Hylobates schliesst sich, wenn anders in dem untersuchten Falle keine Anomalie vorlag, niederen Affenformen insofern an, als die Saphena zur Tibialis postica wird; ein Seitenast für das Dorsum pedis ist vorhanden, desgleichen eine Arteria peronea. Die Tibialis antica ist bloss ein Muskelgefäss. Beim Gorilla sind neben einer Saphena die grossen Arterien des Unterschenkels ähnlich wie beim Menschen entwickelt. Die Tibialis antica reicht, Hylobates ausgenommen, bereits bis auf den Fussrücken herab. Die Articularis genu suprema ist ein Ast der Saphena.

Eine genaue Beschreibung der in Rede stehenden Arterien beim Gorilla hat P. Eisler geliefert. Eisler bemerkt richtig, dass die bei einer grossen Zahl von Säugetieren vorhandene Arteria saphena auch für die Anthropoiden konstant sei, dass ihr Versorgungsgebiet aber je nach der schwächeren oder stärkeren Ausbildung der Tibialis antica variiere. Speziell beim Gorilla giebt die Cruralis als letzten Ast die Arteria saphena magna ab, die unter dem Sartorius den Condylus medialis femoris überschreitet. Sie gelangt auf das Dorsum pedis, wo sie den Tibialrand des Fusses versorgt, eine Anastomose der kleinen Arteria dorsalis pedis aus der Tibialis antica aufnimmt, zwei A. intermetatarsae dorsales gegen die Zehen schickt und zwischen dem ersten und zweiten Mittelfussknochen in die Planta eintritt, um den Hauptanteil des Arcus plantaris zu bilden. Die Dorsalis pedis profunda verzweigt sich im 2.—4. Spatium metatarsaeum. Dieses Gefäss variiert im übrigen, da auf der Gegenseite die Tibialis antica in den Zehenstreckern endigt; eine Fortsetzung an der Unterhälfte des Unterschenkels existiert nicht, vielmehr tritt die Saphena von da ab an die Stelle der Tibialis antica. Es handelt sich demnach um einen Rückschlag zu den niederen Formen.

Die Poplitea teilt sich in die A. tibialis antica und postica; letztere ist die direkte Fortsetzung des Stammes; sie entsendet die Peronea, die auf dem hinteren Schienbeinmuskel abwärts

läuft und teilt sich hinter dem inneren Knöchel in die fast gleich starken *A. plantares lateralis* und *medialis*.

Die *Tibialis antica* tritt in der Nähe des Fibulahalses nach vorne und zieht, begleitet von dem tiefen Ast des Nervus peroneus, zum Fussrücken herab, wo sie als *Arteria dorsalis pedis* eine Anastomose an die *Saphena* und die *A. metatarsae* für das *Spatium interosseum* III und IV abgiebt.

Nach Popowski findet sich der primitivste Zustand der Arterien der unteren Extremität bei den Arctopitheken. Auf diese folgen die Platyrrhinen und weiterhin die Catarrhinen. Bei den Arctopitheken zerfällt die *Arteria saphena* in einen vorderen und einen hinteren Ast; ersterer teilt sich, ähnlich wie dies Theile und Rojecki für *Inuus* und *Macacus* beschrieben haben, seinerseits wieder in einen oberflächlichen und in einen tief verlaufenden Zweig. Der oberflächliche Zweig zieht vor dem *Musculus tibialis anticus*, der tiefliegende unter der Sehne dieses Muskels zum Fussrücken herab. Die *Saphena* ersetzt demnach vollständig die *Arteria tibialis antica*. Der hintere Zweig der *Saphena* schliesst sich in seinem distalen Teile dem Nervus tibialis posticus an, begiebt sich in die Fusssohle und ersetzt die *Arteria tibialis postica*.

Die *Poplitea* teilt sich in die *Tibialis antica* und die *Tibialis postica*. Jene endet in den Muskeln an der vorderen, diese in den Muskeln an der Hinterseite des Unterschenkels, ohne den Fuss zu erreichen. Bei den anderen Primaten trifft man Anzeichen einer weiteren Entwicklung. Bei *Cebus* anastomosiert schon der hintere Zweig der *Saphena* mit der ursprünglichen *Tibialis postica* der *Poplitea*; der Verbindungszweig, welcher dem Verlaufe des Nervus tibialis posticus folgt, erklärt das Erscheinen der typischen *Arteria tibialis postica* bei den Anthropoiden und beim Menschen. Bei *Ateles* tritt eine ähnliche Anastomose zwischen der ursprünglichen *Tibialis antica*, dem Zweige der *Poplitea*, und der *Dorsalis pedis* der *Saphena*

auf, die im Verlaufe dem Nervus peroneus profundus sich anschmiegt und für die Entwicklung der typischen Tibialis antica des Menschen von Wichtigkeit ist. Bei den Anthropoiden ist diese Anastomose noch nicht vollständig differenziert. Zugleich mit oder gleich nach der Differenzierung der Tibialis postica erfolgt die Entwicklung der Arteria peronea, zu allerletzt jene der Tibialis antica, welche ihre definitive Entwicklungsform erst beim Menschen erlangt. —

Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf die Gefäße von *Hapale Rosalia*, *Cynocephalus hamadryas*, *Rhesus nemestrinus*, *Macacus* (?), Schimpanse und Orang.

#### *Hapale Rosalia.*

Die Arteria saphena, welche im Bereiche des Kniegelenkes bedeckt vom Sartorius lagert, spaltet sich etwa in der Mitte des Unterschenkels in einen vorderen Ast, die spätere Dorsalis pedis profunda, und in eine primäre Tibialis postica.

Die Arteria poplitea liegt auf dem gleichnamigen Muskel und teilt sich in weiterem Verlaufe in eine primäre vordere Schienbeinarterie und in die Peronea, die proximal im Flexor hallucis eingeschlossen lagert, und deren distale Portion einen Ramus perforans anterior entsendet.

Der von Popowski bei *Hapale* beschriebene Ramus dorsalis superficialis der Saphena, der vor der Sehne des Musculus tibialis anticus auf den Fussrücken übersetzt, fehlte entweder an meinem Exemplare oder war wegen mangelhafter Injektion<sup>1)</sup> nicht auffindbar.

#### *Cynocephalus hamadryas* (Taf. 19/20, Fig. 5 und 6).

Die Arteria femoralis sendet vor ihrem Eintritte in die Adduktorenlücke eine starke Saphena ab, aus deren Wurzelstücke die Arteria articularis genu suprema abzweigt. An der Innen-

<sup>1)</sup> Ich bemerke, dass die Injektion nachträglich an einem alten Spirituspräparate vorgenommen wurde.



seite des Unterschenkels angelangt, spaltet sich die Saphena sofort in zwei Stämme, in einen stärkeren vorderen Ast für den Fussrücken und einen schwächeren hinteren Ast für die Fusssohle.

Der vordere Ast schickt unterhalb der Mitte des Unterschenkels eine *Dorsalis pedis superficialis* ab, die vor der Sehne des *Tibialis anticus* verlaufend zum *Spatium metatarseum I* sich biegt, während der Stamm selbst als *Dorsalis pedis profunda* unterhalb des genannten Muskels auf die Streckseite übertritt und sich in das *Spatium metatarseum II* bettet. Der Endast der *Dorsalis superficialis* spaltet sich in drei Äste, in die 2. und die 3. *Metatarsea dorsalis* und in die 2. *Digitalis plantaris* und setzt sich hierauf in die *Planta pedis* fort, um den tiefliegenden Bogen zu bilden. Der Endast der *Dorsalis pedis profunda* eilt im *Spatium metatarseum 2* bis gegen die *Metatarsusköpfchen* heran und schickt hier die *Metatarsea 2* ab, die sich in die *Digitales dorsales 3* und 4 gabelt; der Stamm dagegen tritt in die *Planta* ein, um sich in plantare Zehenarterien aufzulösen. Die *Metatarsea 4* und 5 werden von der *Tarsea externa* (dem lateralen Aste der Saphena) abgegeben.

Zur Bildung eines *Arcus dorsalis* kommt es nicht.

Der hintere Ast der Saphena (Fig. 6 s) giebt einen *Ramus posterior* (r. p.) ab, der zwischen *Tibia* und *Musculus tibialis posticus* an die Hinterseite des Unterschenkels gelangt; der Stamm selbst schliesst sich im distalen Viertel des Unterschenkels als primäre *Tibialis postica* (t. p. p.) dem hinteren Schienbeinnerven an. Diese teilt sich vor dem Eintritte in die Fusssohle in eine stärkere *Plantaris externa* und eine schwächere *Plantaris interna*, die in typischer Weise neben den Sohlenerven verlaufen (Fig. 5). Die *Plantaris interna* anastomosiert mit dem *Ramus perforans* der *Dorsalis pedis superficialis*. Die sekundären Zweige der *Arteriae plantares* sind schwach mit Ausnahme des *Ramus profundus* der äusseren Sohlenarterie für den tiefliegenden Bogen. Dieser wird aus einer Anastomose des *Ramus profundus* mit dem durchbohenden Aste der



Dorsalis profunda zusammengesetzt, einer Anastomose, der sich überdies noch der Ramus perforans der Dorsalis superficialis anschliesst. Die aus dem tiefen Bogen hervorkommenden Äste, von welchen einige mit den Arteriae metatarsae plantares profundae in Zusammenhang stehen, sind schwach.

Die plantare Fortsetzung der Dorsalis pedis profunda, von der gesagt wurde, dass sie sich vor dem Köpfchen des 2. Metatarsus in die Fussohle begeben, bildet knapp unterhalb der Metatarsophalangealgelenke (bedeckt von den Beugesehnen) einen Bogen, der bis an die fünfte Zehe nach aussen reicht. Von dieser Arterie zweigen ab die dritte und vierte Digitalis plantaris communis sowie eine Digitalis propria für den lateralen Rand der dritten Zehe.

Die Arteria poplitea (p.) quert den gleichnamigen Muskel an dessen dorsaler Seite und teilt sich am unteren Rande desselben in eine primäre Tibialis antica (t. a.) und in einen schwächeren Stamm, welcher an der Grenze des oberen und mittleren Drittels des Unterschenkels sich seinerseits auch wieder spaltet, und zwar: in einen zarten oberflächlichen Ast, die proximale primäre Tibialis postica (t. p. p.), welche in Begleitung des hinteren Schienbeinnerven verläuft und im Bereiche des Sprunggelenkes in einen Seitenast der primären Tibialis postica inoskuiert, ferner in eine kräftig entwickelte Muskelarterie (Arteria peronea), welche in den Flexor hallucis eindringt (f). Unterhalb der Mitte des Unterschenkels biegt von dieser Arterie ein Ast (i) ab, der auf der Zwischenknochenmembran gelagert abwärts zieht und sich knapp oberhalb des Sprunggelenkes typisch in einen Ramus posterior und einen Ramus perforans anterior teilt; der letztere anastomosiert noch am Unterschenkel mit einem Seitenzweige der Dorsalis pedis profunda. Interessant ist, dass von der distalen Hälfte dieses Gefässes vier Rami perforantes die Membrana interossea durchbohren, um die Fingerstrecker zu versorgen. Der im Muskel verlaufende Ast der Peronea (f.) verlässt erst tief unten den Fleischbauch

und anastomosiert sowohl mit dem Ramus posterior des beschriebenen Hauptzweiges als auch mit dem hinteren Aste der Saphena.

Der geschilderte Verlauf der Peronea erinnert einigermassen an jenen beim Hunde.

Die Tibialis antica erschöpft sich in den Fingerstreckern; eine Begleitarterie des Nervus peroneus profundus fehlt.

*Rhesus nemestrinus* (Taf. 17/18, Fig. 5 u. 6).

Die Arteria saphena (s.) giebt am Oberschenkel gleich nach ihrem Ursprunge die Arteria articularis genu ab, entsendet am oberen Drittel des Unterschenkels einen Ramus posterior und spaltet sich hierauf in die Dorsalis pedis profunda (Fig. 5, d. p. p.), welche die Fortsetzung des Stammes repräsentiert, und in die Dorsalis pedis superficialis (Fig. 5 d. p. s.). Letztere verläuft vor den Sehnen des Musculus tibialis anticus und Extensor hallucis zum Interstitium metatarsesum I, erstere zum Interstitium metatarsesum II, während ihr lateraler Ast (die Arteria tarsea externa) das Interstitium metatarsesum III und IV versorgt.

Der Ramus posterior arteriae saphenae (Fig. 5 u. 6 b.) zieht bedeckt von der Sehne des Musculus tibialis posticus an die Hinterseite des Unterschenkels und inoskuliert am Sprunggelenke in die sekundäre Tibialis postica (Fig. 5 t. p.).

Die Arteria poplitea (Fig. 6, p.) liegt auf dem gleichnamigen Muskel, entsendet zunächst die primäre Tibialis antica (Fig. 6, t. a.) und spaltet sich etwas tiefer unten in eine sekundäre Tibialis postica (Fig. 6, t. p.) und in die Peronea (Fig. 6 f.). Das distale Stück der Peronea ist in die Membrana interossea eingeschlossen und teilt sich am unteren Ende derselben in einen starken Ramus perforans anterior (Fig. 6, f') und einen schwachen Ramus posterior (Fig. 6, f''). Das proximale Stück der Arterie ist im Flexor hallucis verborgen.

Von dem Stamme der Tibialis antica zweigt eine Arterie

ab, welche nach Abgabe der *Nutritia tibiae* sich in der Zwischenknochenmembran noch eine Strecke weit fortsetzt.

Am Fussrücken sind die *Arteriae metatarseae*, die sich weiterhin in die dorsalen Zehenarterien spalten, stark entwickelt; sie entstammen aber nicht einem Bogen, sondern sind einfach Äste der Dorsales.

Die Mächtigkeit dieser Arterien ist begreiflich, da sie auch eine bedeutende Fusssohlenverzweigung besitzen. Die Äste der *Tibialis postica* sowie die beiden *Arteriae plantares* sind hingegen schwach, ihre den Ästen der Sohlennerven folgende Ramifikation so zart, dass sie zur Zehenversorgung nicht ausreicht. Eine Kompensation tritt nun insofern ein, als die *Metatarseae dorsales* sich zur *Planta* begeben und sich an den *Metatarsophalangealgelenken* oder in deren Nachbarschaft in die plantaren Zehenarterien spalten. An den bezeichneten Gelenken anastomosieren jene Arterien einerseits untereinander, andererseits teils direkt, teils indirekt mit den rudimentären Ästen der *Plantares*.

Der tiefliegende Bogen der Fusssole wird von einem Aste der *Plantaris externa* gebildet, der sich mit dem *Ramus perforans* der *Metatarsea dorsalis* I und II verbindet; von den Ästen des Bogens wird keiner zu einer tiefen *Metatarsea*.

*Macacus* (?) Taf. 19/20, Fig. 2 u. 3.

Die *Arteria saphena* entspringt an der Adduktorenlücke, liegt eine Strecke weit zwischen *Sartorius* und *Gracilis* und giebt hier die *Articularis genu suprema* ab. Der Stamm der *Saphena* wird zur *Dorsalis pedis profunda*, die aber im unteren Teile des Unterschenkels eine vor der Sehne des *Tibialis anticus* herabziehende *Dorsalis pedis superficialis* zum *Interstitium metatarseum* I entsendet. Die *Dorsalis profunda*, die doppelt so stark als die *Dorsalis superficialis* ist, anastomosiert am Fussrücken mit der *Interossea* und tritt hierauf in das *Interstitium metatarseum* II ein, während ein zweigespaltener *Lateralast* (*Tarsea externa*) für das *Interstitium* III und IV bestimmt ist.

Auch ein Ramus posterior der Saphena findet sich vor, der mit der Tibialis postica und der Interossea anastomosiert.

Die Arteria poplitea (p.) lagert auf dem gleichnamigen Muskel und spaltet sich an dessen unterem Rande in die sekundäre Tibialis postica (Fig. 2 t. p.) und in einen Truncus communis für die primäre Tibialis antica und die Interossea (t. a. und i.).

Die letztgenannte Arterie lagert mit ihrem proximalen und distalen Stücke auf der Membrana interossea, mit dem Mittelstücke an dem Wadenbeine. Distal zerfällt sie in einen Ramus perforans anterior, der in die Dorsalis pedis profunda eingeht und in einen Ramus posterior, welcher in den hinteren Ast der Saphena inoskuliert.

Von der Tibialis postica begiebt sich ein stärkerer Ast in den Bauch des Flexor hallucis (Fig. 2 f.). In der Fussohle angelangt gabelt sich die hintere Schienbeinschlagader in zwei schwache Arteriae plantares, die neben den Sohlennerven zarte Reiserchen zehenwärts senden; im Bereiche der Metatarsusköpfe inoskulieren diese in die von dem Fussrücken her einbrechenden Metatarsae dorsales, und zwar die der Plantaris interna in die erste, zweite und dritte Metatarsa dorsalis, die der Plantaris externa dagegen in eine Metatarsa profunda des tiefliegenden Bogens.

Der schwache Arcus profundus wird von dem Seitenaste der Plantaris externa und dem Ramus perforans der Metatarsa dorsalis 2 gebildet. Derselbe ergänzt sich aber durch eine Anastomose mit dem Ramus perforans der Metatarsa dorsalis I.

Die dorsalen Arterien schliessen sich nicht zu einem Bogen, ihre Metatarsae sind mit Ausnahme der vierten stark, geben die dorsalen Zehenarterien ab, dringen durch die Zwischenknochenräume plantarwärts vor und spalten sich hierauf in plantare Arteriae digitales.

## Schimpanse (Taf. 17/18 Fig. 7).

Aus der Femoralis gehen hervor: eine Arteria circumflexa interna, die Profunda, Rami musculares, die Anastomotica magna und die Saphena; die Circumflexa externa stammt aus der Profunda.

Die Anastomotica enthält zwei Zweige, die gesondert entspringen, der stärkere verläuft an der inneren Vastuskante und giebt mehrere Muskeläste ab, der schwächere ist ausschliesslich Gelenksarterie.

Die Saphena (s.), welche gerade am Adduktorenschlitz abzweigt und nicht wie bei Rhesus einen gemeinsamen Stamm mit der Anastomotica besitzt, zieht, in ihrem ganzen Verlaufe oberflächlich bleibend, zwischen dem Sartorius und dem Gracilis gegen die Innenseite des Unterschenkels herab. Sie passiert als Dorsalis pedis superficialis (d. p. s.), vor der Sehne des Tibialis anticus und Extensor hallucis gelagert, das Sprunggelenk und begiebt sich zum Interstitium metatarsium I, wo sie in die Sohle eintritt, um den tiefliegenden Bogen zu bilden.

Die Dorsalis pedis superficialis, welche bei niederen Affen und auch bei anderen Tieren schwach ist, hat sich beim Schimpansen zu einer stattlichen Arterie emporgeschwungen.

An der Kreuzungsstelle der Saphena mit den erwähnten Sehnen zweigt die verkümmerte Dorsalis pedis profunda (d. p. p.) ab. Diese verläuft typisch unterhalb der bezeichneten Muskelsehnen gegen den Fussrücken, entsendet zunächst eine Malleolaris interna, wird weiter unten vom Fleische des Extensor hallucis brevis bedeckt und lagert sich in das Interstitium metatarsium III. Zwischen dieser Arterie und dem Ramus perforans der Dorsalis pedis superficialis existiert eine feine, den Nervus peroneus profundus begleitende Anastomose (a.).

Die Arteria poplitea giebt zunächst die Tibialis postica



ab und spaltet sich hierauf in die primäre *Tibialis antica* und die *Peronea*.

Die *Arteria tibialis antica* (t. a. p.) erschöpft sich fast vollständig in den Zehenstreckern, so dass ihre distale Fortsetzung nur als sehr zartes Gefäß (a.) den Fussrücken erreicht. Diese Arterie folgt dem Verlaufe des *Nervus peroneus profundus* und inoskuiert in die verkümmerte *Dorsalis pedis profunda* (siehe die Abbildung).

Die *Arteria tibialis postica* verläuft mit dem gleichnamigen Nerven herab und spaltet sich im Bereiche des Sprunggelenkes in die beiden *Arteriae plantares*. Beide sind schwach, insbesondere die *Plantaris externa*, welche den Vorderfuss nicht erreicht, sondern direkt in den *Arcus* inoskuiert. Die stärkere *Plantaris interna* liefert zahlreiche Muskeläste und beteiligt die erste Zehe. Das Hauptgefäß der Sohle ist der tiefliegende Bogen, von dem die Zehenarterien abzweigen.

Die *Arteria peronea* verhält sich wie beim Menschen; sie liegt proximal zwischen den beiden Zehenbeugern, überdeckt von jenen Bündeln des *Flexor hallucis*, die an der Fascie des *Flexor digitorum* entspringen, distal typisch auf der *Membrana interossea*. Auf dieser ruht, überlagert vom *Tibialis posticus*, eine schwache Arterienkette, die oben an der *Tibialis antica* beginnt und durch *Rami perforantes* von der Streckseite her Zufluss erhält. Am distalen Ende des Unterschenkels spaltet sich die *Peronea* in zwei Äste: der hintere, schwächere Ast verzweigt sich am Sprunggelenke, der vordere, stärkere, *Ramus perforans* (f.), anastomosiert mit der *Dorsalis pedis profunda*. Ein zweiter *Ramus perforans* (f') durchbohrt tiefer unten die *Membrana interossea*.

Orang (Taf. 17/18, Fig. 8—10).

Von der *Arteria femoralis* zweigt unmittelbar oberhalb der Adduktorenlücke eine kräftig entwickelte *Arteria saphena* ab,

deren Oberschenkelstück vom Sartorius gequert wird (Fig. 8, s). Vor der Kreuzung mit dem Sartorius (S) entspringt aus derselben der Ramus articularis der Anastomotica magna (a, g), welcher sich ganz ähnlich wie bei Rhesus und beim Menschen verhält.

Das distale Unterschenkelstück der Saphena (Fig. 9, s) eilt oberflächlich, die Sehne des vorderen Schienbeinmuskels von vorne her querend, dem Fussrücken zu, erreicht das erste Interstitium metatarsium, giebt hier zwei Zehenarterien ab und betritt hierauf die Planta pedis, um den Arcus plantaris profundus zu bilden. Wir haben es demnach mit einer Dorsalis pedis superficialis zu thun. Ob das Rudiment einer Dorsalis pedis profunda der Saphena vorhanden war oder nicht, konnte ich bei dem schlechten Zustande, in dem sich das nicht injizierbare Objekt befand, nicht eruieren.

Die Arteria poplitea (Fig. 10, p), welche über den gleichnamigen Muskel verläuft, spaltet sich an dem unteren Rande desselben in drei Äste, und zwar in eine sekundäre Tibialis antica, eine gleichfalls sekundäre Tibialis postica und in die Peronea.

Die sekundäre Tibialis antica (Fig. 9, t, a) ist schwächer als die Saphena und verläuft typisch neben dem tiefen Aste des Nervus peroneus profundus. Am Fussrücken angelangt, wo sie als Dorsalis pedis profunda zu bezeichnen ist, entsendet das Gefäß einen quer abgehenden, unter den Sehnen des Extensor hallucis und des Tibialis anticus durchschlüpfenden Ramus medialis, während der fortlaufende Stamm unter dem Extensor brevis sich in die Metatarsea dorsalis II und III spaltet. Die Metatarsea dorsalis IV zweigt von der vorigen ab. Sämtliche Metatarseae des Fussrückens senden Rami perforantes dem Arcus plantaris profundus entgegen.

Die sekundäre Arteria tibialis postica (Fig. 10, t, p) verläuft ihrer ganzen Länge nach mit dem hinteren Schienbeinnerven und geht direkt in die Plantaris interna über, während die Plan-

taris externa infolge ihrer schwachen Entwicklung bloss einem Seitenzweige gleicht. Die Plantaris externa setzt gemeinschaftlich mit der starken Arteria dorsalis superficialis den Arcus plantaris profundus zusammen. Der Hauptstamm der Plantaris interna wird zur Metatarsae superficialis II, welche sich in zwei Zehenarterien spaltet. Ferner liess sich ein Ast verfolgen, der gemeinsam mit einem Zweige des tiefen Bogens die laterale Digitalis der zweiten Zehe abschickte. Die übrigen Metatarsae plantares waren zu fein, als dass es möglich gewesen wäre, ihre Endverzweigung genau zu verfolgen.

Die Hauptstämme sowohl wie die Nebenzweige der Plantares verlaufen in Begleitung der Sohlenerven. Der Arcus profundus ist kräftig entwickelt. Derselbe entsendet zwei relativ mächtige Intermetarsae profundae, die in der 3. bzw. 4. Interdigitalfalte in die Zehenarterien sich gabeln, ferner je eine Arterie für den lateralen Rand der kleinen und der grossen Zehe.

An Stelle der Peronea entspringt knapp unterhalb der Tibialis postica eine Arterie, die der tiefen Wadenmuskulatur Zweige zusendet und im Fleische des Musculus flexor hallucis endigt.

### Mensch (Taf. 17/18, Fig. 11).

Gegenüber den Verzweigungsverhältnissen der Arteria femoralis bei den Anthropoiden beobachtet man beim Menschen, dass neben vollständiger Rückbildung der Saphena im Bereiche des Fusses die Arteria tibialis antica die ganze Versorgung des Fussrückens übernommen hat. Das Vorkommen einer abnorm starken Arteria saphena als Rückschlagsbildung ist jedoch im Plane der Arterienverzweigung des menschlichen Beines vorgezeichnet und schon J. Hyrtl<sup>1)</sup> hat eine Reihe von kontinuierlichen Ana-

1) Über normale und abnorme Verhältnisse der Schlagadern des Unterschenkels. Denksch. d. Kais. Akad. Wien 1864.

stomosen entlang dem Nervus saphenus beschrieben, welche Veranlassung zu einer hochliegenden überzähligen Arterie des Unterschenkels geben können. Hyrtl schreibt: „Bei Injektionen des Unterschenkels, welche bis in die Hautgefäße eindringen, findet sich, entsprechend dem Verlaufe der Vena saphena major eine Folge von kontinuierlichen Anastomosen, welche von der Durchtrittsstelle der Arteria cruralis durch den Schlitz der Adduktorensehne sich bis zum Rete malleolare internum stetig aneinander reihen, so dass eine subkutane arterielle Blutbahn gegeben wird, welche, weil sie dem Nervus saphenus anliegt, Arteria anastomotica nervi sapheni genannt werden kann. Ihr Kaliber ist nichts weniger als ansehnlich. Der Ausgangspunkt dieser Anastomosenreihe ist der Hautast der Arteria anastomotica, welche aus dem untersten Stücke der Arteria cruralis vor oder nach dem Durchtritt durch den Schlitz der Zuziehersehne entspringt, der Hautast dieses Gefäßes ist sehr lang, . . . gesellt sich . . . zum Nervus saphenus . . . und wird in gleicher Höhe mit dem inneren Zwischenknorpel des Kniegelenkes subkutan. Sappey bemerkt schon ganz richtig, dass ein feiner Ast der Arteria anastomotica den Saphennerv bis zur Mitte des Unterschenkels begleitet. Er müsste sich jedoch bei seiner Schwäche, wenn er keine Anastomosen einginge, durch die Abgabe seiner Rami cutanei alsbald so erschöpfen, dass er nicht so weit herabreichen könnte. Die Ergänzung der Anastomosenkette wird durch die Hautäste beigestellt, von welchen der erste drei Querfinger unter dem inneren Schienbeinknorpel, der zweite etwa in der Mitte des Unterschenkels aus der Tibialis postica, der dritte über dem inneren Knöchel aus der Arteria malleolaris interna posterior entspringt.“ Hyrtl macht dann folgende Schlussbemerkung: „Der Saphennerv hat somit, wie der Nervus suralis, eine ihm eigene subkutane arterielle Bahn, welche zu mächtig ist, um nur auf die Ernährung dieses Nerven abzuzwecken. Erweiterung dieser Blutbahn zu einem Kaliber, wie jenes der Arteria sub-



cutanea surae, würde eine überzählige Unterschenkelarterie zu Wege bringen, deren oberflächliche Lage, deren Stärke und deren innigst an den Nervus saphenus und dessen begleitende Vene gebundener Verlauf sie dem Chirurgen bei Verwundungen und Aderlässen der Saphena interna in der Höhe des inneren Knöchels wichtig machen müsste. Es ist aber eine solche Arterie bisher nicht gesehen worden, und ich habe bloss für die Möglichkeit ihres Vorkommens das Wort geführt.“

Die letztere Behauptung ist nicht richtig und hat Hyrtl übersehen, dass schon zur Zeit, als er die eben citierte Schrift verfasste, eine allerdings kleine einschlägige Literatur geschaffen war, hinsichtlich welcher ich auf Krauses Zusammenstellung der Gefässanomalien in Henles bekanntem Handbuche verweise. In jüngster Zeit hat auch noch J. Popowski<sup>1)</sup> einen sehr interessanten Fall beschrieben, auf den ich wegen der Wichtigkeit des Gegenstandes kurz eingehen möchte. An dem betreffenden Präparate, an welchem unter allen bisher veröffentlichten Fällen von abnormer Arteria saphena das anomale Gefäss wohl am besten entfaltet war, blieb die Stärke der Saphena nur wenig hinter jener der Poplitea zurück. Die Arteria verlief bedeckt vom Sartorius an der Innenfläche des Unterschenkels nach abwärts und teilte sich an der Grenze des oberen und mittleren Drittels in zwei Äste: in einen vorderen und einen hinteren Ast; ersterer anastomosierte mit der Dorsalis pedis, letzterer (in der Mitte des Unterschenkels) mit der Tibialis postica. Popowski bemerkt, dass dieses Verhalten an das für die Platyrhinen geltende erinnere.

Eine Arteria saphena, die etwa wie bei den Beutlern die Dorsalis pedis und die Tibialis postica substituiert hätte, ist bislang nicht beschrieben worden. Das, was konstant von der

---

<sup>1)</sup> Überbleibsel der Arteria saphena beim Menschen. *Anatom. Anzeiger* 1893. Nr. 17.



rudimentär gewordenen Saphena beim Menschen zurückbleibt, ist die an der Adduktorenlücke abzweigende Arteria articularis genu suprema (A. anastomotica magna), welche 1—2 starke Äste zum Kniegelenke und einen schwächeren Hautast neben den Nervus saphenus major gegen den Unterschenkel entsendet. Ich stimme in dieser Auffassung mit C. Gegenbaur überein, in dessen Lehrbuch der Anatomie<sup>1)</sup> folgender Passus enthalten ist: „Diese Arterie stellt bei den Säugtieren die Fortsetzung des Femoralisstammes vor, die sich zum Unterschenkel begiebt. Die Ausbildung des Verhaltens beim Menschen ist als durch den aufrechten Gang erworben anzusehen.“ Es ist wichtig, dies besonders hervorzuheben und sich vor dem Irrtum zu bewahren, den Hautast allein, wie dies z. B. Rojecki gethan, der Saphena homolog zu stellen. Ehemals war der bezeichnete Ast allerdings der stärkere, wie dies noch bei den Affen beobachtet werden kann, während jetzt der Gelenksast an Stärke prävaliert. Es liegt hier ein Verhalten vor, welches an jenes am Vorderarme des Menschen erinnert, wo die Ulnaris stärker ist als die Interossea, während für einen früheren phylogenetischen Zustand das Umgekehrte charakteristisch ist.

Ich plädiere dafür, den Namen der Arteria articularis genu suprema zu ändern und sie, den morphologischen Verhältnissen Rechnung tragend, als Arteria saphena zu bezeichnen. Es würde hiernach die Beschreibung lauten müssen: Die Arteria saphena (s.), die gewöhnlich vor dem Adduktorenschlitz aus der Cruralis entspringt, spaltet sich in zwei Zweige, einen oberflächlichen und einen tiefen: der erstere (s.), welcher einige Muskeläste abschickt, schliesst sich dem Nervus saphenus major an, der letztere (a. g.) begiebt sich zum Kniegelenke und beteiligt sich an der Bildung des Rete articulare.

<sup>1)</sup> Leipzig 1890.

Die rudimentäre Saphena des Menschen variiert innerhalb eines gewissen Spielraumes, und ich habe bisher, obwohl unter einer nur kleinen Anzahl von Fällen, nachstehende Variationen beobachtet:

a) Beide Hauptäste der Saphena sind gleich stark.

b) Der Ramus cutaneus ist von bedeutender Stärke, lässt sich tiefer als sonst am Nervus saphenus herab verfolgen; der Ramus articularis dagegen ist rudimentär.

c) Der Hautast der Saphena ist am Unterschenkel (im Gegensatz zum mächtigen Ramus articularis) äusserst dünn.

### Resumé.

Die Verhältnisse der Unterschenkelarterien bei den Säugetieren gestalten sich äusserst mannigfach. Bei den meisten finden wir die Einrichtung getroffen, dass die Arteria poplitea als Muskelgefäss im proximalen Antelle des Unterschenkels endigt, und einer am Oberschenkel von der Femoralis abzweigenden Arterie, der Saphena, die Aufgabe zufällt, den Fuss zu versorgen. Die beiden genannten Hauptstämme befinden sich im übrigen im Kampfe um das distale arterielle Verzweigungsgebiet der Extremität, der schliesslich zu Gunsten der Poplitea ausfällt, die nach und nach der Saphena die Hauptgebiete ihrer Ramifikation abnimmt.

Arteria saphena. Dieses Gefäss findet sich nicht nur, wie P. Eisler angiebt, bei vielen, sondern vielmehr bei allen Säugetieren, auch beim Menschen, ja selbst bei *Bradypus bidactylus*, wo es allerdings den höchsten Grad von Verkümmerng aufweist. Die Saphena scheint unter den Hauptästen der Femoralis phylogenetisch für viele Tiere sowie auch für den Menschen der älteste Ast zu sein, da derselbe vor der sekundären *Tibialis antica*, der sekundären *Tibialis postica* und vor der *Peronea* auftritt. Ursprung und Vertheilungsgebiet der Saphena wechseln

mehrfach. Sie entspringt bei Pteropus aus dem obersten Antheile der Cruralis, bei Dasypus aus der Poplitea, bei den meisten Tieren aber knapp über der Stelle, wo die Femoralis den Adduktor durchbricht. Das Gefäss liegt bei den niederen Säugetieren auf dem Sartorius, bei den höheren gedeckt von ihm. Die proximalen Stücke der Arterie sind demnach nicht immer homolog, wohl aber deren Unterschenkel- und Fusstücke.

Die Saphena ist ein Gefäss, das die Bestimmung hat, neben einzelnen Teilen des Unterschenkels den Fuss ganz oder teilweise zu ernähren; hiervon machen nach meinen bisherigen Erfahrungen bloss Bradypus bidactylus, Lemur catta und der Mensch eine Ausnahme, welche eine äusserst rudimentäre Arteria saphena besitzen.

| Ordnungen und Gattungen | Arteria saphena                                     | Arteria tibialis antica | Arteria tibialis post. | Art. interossea u. peronea                  |
|-------------------------|-----------------------------------------------------|-------------------------|------------------------|---------------------------------------------|
| Echidna                 | vorhanden                                           | Primär                  | primär                 | ?                                           |
| Macropus thetidis       | Wird zur primären Tib. post. und zur Dorsalis pedis | "                       | "                      | Interossea                                  |
| Macropus Benetti        | "                                                   | "                       | "                      | "                                           |
| Dasypus villosus        | "                                                   | "                       | "                      | "                                           |
| Igel                    | "                                                   | "                       | sekundär               | "                                           |
| Hapale Rosalia          | "                                                   | "                       | primär                 | Peronea                                     |
| Cynocephalus hama-dryas | "                                                   | "                       | "                      | "                                           |
| Phascolomys Wombat      | Dorsalast schwach                                   | "                       | "                      | fehlt                                       |
| Kaninchen               | Wird nur zur primär. Tibialis postica               | sekundär                | "                      | Interossea                                  |
| Hund                    | "                                                   | "                       | "                      | Peronea, aber noch nicht typisch            |
| Katze                   | "                                                   | "                       | "                      | Nur distaler Teil der Interossea entwickelt |
| Galictis vittata        | "                                                   | "                       | "                      | Peronea atypisch                            |
| Mouflon                 | "                                                   | "                       | "                      | fehlt                                       |
| Phoca vitulina          | "                                                   | primär                  | "                      | Interossea, die zur Dorsalis pedis wird     |

| Ordnungen und Gattungen | Arteria saphena                      | Arteria tibialis antica | Arteria tibialis post. | Art. interossea und peronea     |
|-------------------------|--------------------------------------|-------------------------|------------------------|---------------------------------|
| Pteropus                | Wird zur primären Tibialis postica   | sekundär                | sekundär               | Interossea                      |
| Pferd                   | allein, oder mit der Peronea vereint | "                       | "                      | Peronea                         |
| Rhesus nemestrinus      | Wird nur zur Dorsalis pedis          | primär                  | "                      | "                               |
| Macacus(?)              | "                                    | "                       | "                      | Interossea                      |
| Schimpanse              | "                                    | "                       | "                      | Peronea                         |
| Orang                   | "                                    | "                       | "                      | Proximales Stück der Peronea    |
| Lemur varius            | rudimentär                           | "                       | "                      | Peronea wird zur Dorsalis pedis |
| Lemur catta             | "                                    | "                       | "                      | "                               |
| Mensch                  | äußerst rudimentär                   | sekundär                | "                      | Peronea                         |
| Bradypus bidactylus     | "                                    | "                       | "                      | Interossea                      |

Das Gefäß spaltet sich am Unterschenkel, der Stelle nach variierend, in einen vorderen und einen hinteren Ast. Vom ersteren geht oft ein Zweig, die Dorsalis pedis superficialis, ab, der vor der Sehne des Tibialis anticus gegen das Interstitium metatarses I verläuft, während der Stamm der Saphena bedeckt von der Sehne des genannten Muskels zur Dorsalis pedis profunda wird und ein bei weitem grösseres Verbreitungsgebiet besitzt. Die Dorsalis pedis kann mit der primären Tibialis antica durch Anastomose in Verbindung stehen (Wombat u. a.).

Der hintere Ast, häufig die Fortsetzung des Saphenastammes, schliesst sich oberhalb des Sprunggelenkes dem Nervus tibialis posticus an und dringt mit demselben in die Fusssohle ein. Dieses Gefäßstück entspricht demnach als primäre Tibialis postica dem distalen Teile unserer hinteren Schienbeinschlagader.

Bezüglich der Versorgung des Fusses lassen sich fünf Typen der Saphena unterscheiden:

Beim Typus I gehen aus der Saphena die Dorsalis pedis und die primäre Tibialis postica hervor; die Saphena ernährt demnach den ganzen Fuss. Dieses Verhalten trifft bei den Marsupialiern<sup>1)</sup>, den Edentaten, den Arctopitheken, bei *Cynocephalus hamadryas* und nach Popowski auch bei den Platyrrhinen zu.

Beim Typus II geht die Arteria saphena nur in die Dorsalis pedis über und ernährt ausschliesslich den Fussrücken, da die Bezirke der primären Tibialis postica von der Poplitea übernommen wurden. In diese Gruppe fallen Rhesus, *Macacus* (?) und der Schimpanse.

Am Typus III ist der Unterschied zu verzeichnen, dass sich die Dorsalis pedis profunda der Saphena zurückgebildet hat, während die Dorsalis pedis superficialis eine gute Entwicklung zeigt. Diese Arterie reicht jedoch für die Versorgung des ganzen Fussrückens nicht hin, und wir sehen, dass kompensatorisch entweder die Tibialis antica oder die Interossea (bez. die Peronea) die Verzweigung der tiefen Dorsalis pedis an sich reisst. Dies wird beobachtet bei *Lemur varius*, Orang und Gorilla (Eisler).

Im Typus IV setzt sich der Stamm der Saphena bloss in die primäre Tibialis postica fort, da der Fussrückenast der Saphena in toto rudimentär geworden ist. Die Dorsalis pedis entstammt der sekundären Tibialis antica oder, wenn letztere wie bei den Lemuriden noch nicht entwickelt sein sollte, der Arteria interossea bezw. der Peronea. Zum Typus IV gehören: die Nager, Fleischfresser, Huftiere, Pinnipeden, Fledermäuse und unter den Affen *Hylobates* (?).

Beim Typus V, vertreten durch den Menschen, *Lemur catta* und *Bradypus bidactylus*, sind die Fusssohlen- und Fussrückenarterien an die Poplitea übergegangen, die ersteren an die

---

<sup>1)</sup> Wombat macht einigermassen eine Ausnahme.



sekundäre *Tibialis postica*, die letzteren an die vordere Schienbein-schlagader bzw. an die *Peronea*, und es bleibt von der *Saphena* nur mehr eine zarte, den gleichnamigen Nerven begleitende Arterie und die *Articularis genu suprema* zurück, die bei *Bradypus bidactylus* einen eigenen Zweig des arteriellen Cruralgeflechtes darstellt.

*Arteria poplitea*. Ein Stück dieser Arterie lagert bei den Halbaffen und den Primaten auf der freien (dorsalen) Fläche des *Musculus popliteus*, bei den übrigen Säugetieren auf der Gelenkscapsel, bedeckt von dem oben erwähnten Muskel. Diese Verschiedenheit im Verlaufe der *Poplitea* kann nur auf die Weise erklärt werden, dass entweder die den Muskel querenden Stücke der *Poplitea* nicht homolog oder die beiden Muskeln nicht dieselben sind. Nach meinen bisherigen Erfahrungen scheint ersteres wahrscheinlicher zu sein. Die *Poplitea* spaltet sich in der Kniekehle in hintere Äste für die Wadenmuskulatur, (dies ist beim *Wombat* sehr deutlich zu sehen), ferner in die zwischen *Tibia* und *Fibula* auf die Aussenseite des Unterschenkels übertretende, für die Zehenstrecker bestimmte, primäre *Tibialis antica*.

Einer der *Rami musculares posteriores* verlängert sich schon beim *Wombat* und Igel bis an das Sprunggelenk herab, wo er in die primäre *Tibialis postica* oder in einen ihrer Äste inoskuliert und sich besonders dadurch bemerkenswert macht, dass er bereits den proximalen Teil der sekundären *Tibialis postica* markiert.

*Arteria tibialis antica*. Die ältere Form ist die primäre, die jüngere die sekundäre vordere Schienbeinarterie.

Die primäre *Tibialis antica*, welche sich bei den Monotremen (wahrscheinlich), Marsupialiern, den Dasypoden, Insektivoren, den niederen Affen, unter den Anthropoiden beim Schimpansen und *Hylobates*, ferner als Anomalie beim Menschen findet, verhält sich zur *Arteria poplitea* ähnlich wie am Unterarme die *Interossea externa* zur *Interossea communis*.

Die sekundäre *Tibialis antica* wird beobachtet bei *Bradypus*, bei den Nagern, Fleischfressern, Huftieren, Chiropteren, bei einzelnen anthropoiden Affen und beim Menschen.

Zumeist bildet diese Arterie den fortlaufenden Stamm der primären *Tibialis antica*; sie kann jedoch, wie beim Kaninchen unterhalb der primären vorderen Schienbeinarterie aus dem hinteren Stammgefäße entspringen, oder gar wie bei *Pteropus* von der Verzweigung der *Poplitea* völlig emanzipiert sein und aus der *Ischiadica* hervorgehen. Die Anfangsstücke der Arterie sind demnach nicht bei allen Tieren homolog.

Charakteristisch für die sekundäre *Tibialis antica* ist, dass sie in Begleitung des *Nervus peroneus profundus* auf der vorderen Seite der *Membrana interossea* herabzieht und am Fussrücken angelangt in die *Dorsalis pedis (profunda)* übergeht.

Das geschilderte Gefäss entwickelt sich, wie Popowski für die Affen angiebt, auf Grundlage einer im übrigen schon von Rojecki für *Macacus* beschriebenen Anastomose, die sich zwischen der primären *Tibialis antica* und der *Dorsalis pedis* (aus der *Saphena*) ausspannt, einer Anastomose, die in modifiziertem Zustande schon beim Wombat und noch beim Schimpansen zu finden ist.

Der Fussrückenast der *Tibialis antica* erhält insoferne erst beim Menschen seine volle Ausgestaltung, als noch bei den Affen mit zurückgebildeter *Dorsalis pedis profunda arteriae saphenae* der *Dorsalis pedis superficialis* eine wichtige Rolle zufällt. Bei den Huftieren stellen sich die berührten Verhältnisse ähnlich wie beim Menschen dar; jedoch ist hiebei die Reduktion des Fusskeletes in Betracht zu ziehen.

*Arteria tibialis postica*. Die ältere Form ist die primäre, die jüngere die sekundäre hintere Schienbeinarterie.

Die primäre *Tibialis postica*, worunter man das distale Stück der *Arteria saphena* zu verstehen hat, schmiegt sich oberhalb des Sprunggelenkes dem hinteren Schienbeinnerven an

und verzweigt sich in der Fusssohle. Dieser Gefässform begegnet man bei den Monotremen, Marsupialiern, Edentaten, Nagern, Carnivoren, Ungulaten, Chiropteren, bei einigen niederen Affenarten und unter den Anthropoiden, wofern es sich im Falle Rojeki nicht um eine Anomalie handelt, bei Hylobates, somit mit Ausnahme der Lemuriden und Hylobates (?) bei allen übrigen Säugetieren. Auch beim Menschen findet sie sich.

Die sekundäre *Tibialis postica* ist ein Gefäss, welches von der Kniekehle an getreu dem Verlaufe des hinteren Schienbeinnerven folgt und die Plantarramifikation der Saphena übernommen hat. Diese Arterie, von welcher demnach nur das proximale Stück ein Novum darstellt, findet sich bei den Lemuriden, bei *Bradypus*, bei einigen schmalnasigen Affen, bei den drei Hauptvertretern der Anthropoiden und beim Menschen.

Die sekundäre *Tibialis postica* entwickelt sich, wie Popowski für die Aretopitheken nachweist, aus einer Anastomose zwischen seiner „ursprünglichen“ *Tibialis postica*, die ein Muskelzweig der *Poplitea* ist, und der Saphena. Ich habe das Gleiche gesehen und erwähne, dass schon beim Wombat ein auf dem *Musculus popliteus* gelagerter stärkerer Muskelast einen feinen Zweig neben dem *Nervus tibialis posticus* herabschickt, welcher am Sprunggelenke in die primäre hintere Schienbeinarterie einmündet und als proximales Stück der sekundären hinteren Schienbeinarterie aufzufassen ist.

Die oberflächliche Sohlenverzweigung der *Tibialis postica* ist kräftig entwickelt bei den Marsupialiern, Edentaten, Nagern, Insektivoren und Halbaffen, rudimentär dagegen bei den Affen und beim Menschen. Wir sehen demnach, dass in den meisten Fällen die kräftige Entwicklung der *Arteriae plantares* an die Gegenwart einer primären *Tibialis postica* gebunden ist.

Der *Arcus plantaris profundus* ist mächtig bei den Carnivoren, beim Schimpansen und beim Menschen. Diesfalls werden die Zehen vorwiegend vom Bogen versorgt, wenn dies nicht, wie bei

Macacus und Rhesus, von Seite der Metatarsae dorsales geschieht.

Die Arteria interossea. Als Arteria interossea ist der fortlaufende Stamm der Poplitea an der Hinterseite des Unterschenkels zu bezeichnen, welcher vom Anfange bis zum Ende auf der Membrana interossea bzw. auf dem Skelete verschieden weit herabzieht, und bei gehöriger Länge sich am unteren Ende des Zwischenknochenbandes in einen Ramus perforans anterior und einen schwächeren Ramus posterior spaltet, von welchen der erstere dem dorsalen Aste der Interossea interna an der oberen Extremität homolog ist. Die Interossea stellt zumeist ein unbedeutend entwickeltes Gefäss dar; bei Phoca (Taf. 15/16 Fig. 9) bildet es eine mächtige Arterie, deren Ramus perforans anterior als Arteria dorsalis pedis fungiert, ein Verhalten, welches, allerdings einigermassen modifiziert, auch beim Menschen als Anomalie, und zwar substituierend für eine rudimentäre Tibialis antica beobachtet wurde.

Bei mangelhafter Entfaltung reduziert sich die Arteria interossea auf ein äusserst zartes Reiserchen, welches etwa bis zur Mitte des Unterschenkels hinabreicht<sup>1)</sup>; doch kann es ganz fehlen wie z. B. beim Wombat. Auch ereignet es sich, dass bloss ihr unteres Stück erhalten geblieben ist, wodann das Gefäss als Zweig der Tibialis antica (Katze) oder des Ramus posterior der Saphena (Wombat) aufzutreten pflegt.

Die Interossea repräsentiert insoferne die primäre Arteria peronea, als die distale Hälfte dieses Gefässes regelmässig von der Interossea besorgt wird. Daher kommt es auch, dass die

<sup>1)</sup> Die Arteria nutritia tibiae entspringt vor dem Auftreten der sekundären Tibialis postica und desgleichen bei hohem Ursprung dieses Gefässes, falls eine Interossea vorhanden ist, aus dieser, bei rudimentärer Bildung der Interossea gemeinsam mit der Nutritia fibulae aus dem Wurzelteile der Tibialis antica. Beim Menschen geht die Nutritia tibiae aus der hinteren oder vorderen Schienbeinschlagader hervor. Hyrtl fand dies in der Regel an solchen Extremitäten, deren Poplitea sich höher als gewöhnlich teilte.



Arteria peronea sich am unteren Ende in einen Ramus perforans anterior und einen Ramus posterior teilt und dadurch die Fähigkeit erlangt, bei mangelhafter Entwicklung eines oder selbst beider Schienbeinarterien des Menschen die arterielle Fussrücken- und Sohlenverzweigung zu ersetzen (Taf. 19/20, Fig. 1). Der proximale Anteil der Peronea entstammt einem Muskelaste der Poplitea. Man findet schon bei *Macacus*, ähnlich wie beim Orang, einen kräftigen Ramus muscularis (Fig. 2 f.), der in den Flexor hallucis eindringt, um in demselben zu endigen. Diese Arterie bildet bei *Cynocephalus hamadryas* und bei *Rhesus* mit der Interossea einen Gefäßstamm (während gleichzeitig das proximale Stück der Interossea verschwunden ist). Bei *Rhesus* (Taf. 19/20 Fig. 4) gehört von der Arterie etwa ein Drittel, bei *Cynocephalus hamadryas* (Taf. 19/20 Fig. 6) ungefähr die Hälfte der Muskelarterie, der Rest der Interossea an.

Wir sehen demnach, dass die Entwicklungsweise der Arteria peronea von jener der Tibialis antica und postica nicht abweicht, indem auch hier wieder eine Anastomose auftritt, welche zwei sonst geschiedene ältere Gefässe zu einer neuen Gefäßkombination verbindet.

Wenn ich gleich W. Krause die hintere tiefliegende Unterschenkelarterie des Kaninchens als Peronea bezeichnet habe (I. Teil dieser Arbeit), während ich dieselbe jetzt Interossea oder primäre Peronea nenne, so geschieht dies mit Rücksicht auf den Umstand, dass ein der Länge nach variierendes proximales Stück der Peronea, wie dies am deutlichsten aus dem Vergleiche der Arterien bei *Rhesus* und *Macacus* hervorgeht, nicht der Interossea entstammt. —

Anfänglich ist, wie ich bereits in einer früheren Arbeit für das Kaninchen gezeigt habe, von den drei typischen Arterien des Unterschenkels (der Art. tibialis antica und postica secundaria sowie von der Peronea) nichts zu bemerken. Es findet



sich bloss eine allerdings bedeutend entfaltete axiale Arterie, die sich, was Lage und Verzweigungsgebiet anlangt, ähnlich wie das axiale Gefäss am Unterarme verhält.

Am 7,7 bis 11,5 mm langen Kaninchenembryo sind an Stelle der späteren sekundären Tibialis antica nur Kapillaren vorhanden.

Am 13,5 mm langen Embryo ist das distale Stück der axialen Arterie, der Interossea, schon schwächer, der Ramus perforans dorsalis viel enger. An Stelle der späteren sekundären Tibialis antica lagert bereits ein stärkeres Gefäss, welches sich am 16 mm langen Embryo noch deutlicher ausprägt, und am 20 mm langen Embryo sich schon wie beim ausgewachsenen Kaninchen präsentiert.

In gleichem Schritte mit der Entwicklung der sekundären Tibialis antica und der noch hinzu kommenden Arteria saphena bildet sich der mittlere Anteil der axialen Arterie zurück. Gut entwickelt erhält sich nur ihr proximales Stück und der auf dem Fussrücken befindliche Teil des dorsalen Astes.

An dem 16 mm langen Kaninchenembryo lässt sich im Bereiche des Sprunggelenkes eine Anastomose zwischen der Saphena und der axialen Arterie beobachten.

Noch schöner als beim Kaninchen vermag man die Rückbildung der axialen Arterie (der Interossea) und das Auftreten der Ersatzarterien an Katzenembryonen zu verfolgen, da bei der Katze die Reduktion der axialen Arterie einen höheren Grad erreicht als beim Kaninchen. Es treten die Saphena sowie die sekundäre Tibialis antica auf und gewinnen der Interossea den grössten Teil ihres Verzweigungsgebietes ab.

Es wäre interessant, zu ermitteln, ob und welche Rolle die Arteria saphena bei der Entwicklung der Unterschenkelarterien des Menschen zu spielen berufen ist. Mir fehlt es an einschlägigem Material, um in dieser Frage mitsprechen zu können.

Ich resumiere schliesslich: An den Extremitäten der Säugetiere treten die als Radialis, Ulnaris, Tibialis antica (secund.), Tibialis postica (secund.) und Peronea bezeichneten Gefässe nicht von vorne herein als solche auf, sondern sie repräsentieren sekundäre Bildungen, hervorgegangen aus Anastomosen verschiedener, zu neuen Kombinationen vereinigter Gefässtücke.

## B. Reptilien.

Über die Arterien der hinteren Gliedmasse bei den Reptilien und den geschwänzten Amphibien finden sich Angaben in den Werken von J. F. Meckel<sup>1)</sup>, Corti<sup>2)</sup>, Bojanus<sup>3)</sup> und J. Hyrtl<sup>4)</sup>, ferner in Bronns Klassen etc., Bd. VI, zweite und dritte Abteilung. Meckel giebt an, dass sich die Hüftpulsader noch innerhalb des Beckens in zwei gleich grosse Stämme teile. Der äussere Stamm soll an der hinteren Fläche des Unterschenkels bleiben und die hier befindlichen Muskeln sowie jene der Fusssole versehen; der innere dagegen in der Kniebeuge zwischen den beiden Unterschenkelknochen an die Streckfläche gelangen und sich sowohl hier als auch am Fussrücken verbreiten. Jene betrachtet Meckel daher als tiefe Schenkel- und hintere Schienbeinpulsader, diese als oberflächliche Schenkel-, vordere Schienbein- und Wadenpulsader.

Nach Bojanus tritt bei der Schildkröte der Stamm der Arteria ischiadica zwischen der Tibia und der Fibula von der Fossa poplitea auf den Rücken des Unterschenkels über. Diese Arterie, die zur Dorsalis pedis wird, heisst Tibialis antica. Als

---

1) Syst. d. vergl. Anat. Bd. 5. Halle 1881.

2) l. c.

3) l. c.

4) Cryptobranchus japonicus.

Arteria peronea beschreibt Bojanus ein Gefäss, welches sich im Musculus tibialis posticus im Soleus, Plantaris und im Flexor digitorum verzweigt.

Corti giebt an, dass bei Psammosaurus die Arteria poplitea sich ungefähr in der Mitte des Unterschenkels in ihre beiden Endäste, die Tibialis antica und Tibialis postica spalte. Erstere teilt sich, am Fussrücken angelangt, in die Arteriae digitales. Die Tibialis postica verzweigt sich in der Gegend des Malleolus internus.

Bei dem Riesensalamander schickt nach Hyrtls Beschreibung die Poplitea einen Ast zur Planta pedis und einen anderen auf die Dorsalseite des Unterschenkels, welcher der Tibialis antica analog sein soll. Der Stamm der Poplitea folgt der Fibula und tritt, nachdem er den Unterschenkel passiert hat, zwischen den Tarsusknochen auf das Dorsum pedis über, um sich hier in die Arteriae digitales zu teilen. Ähnlich verhält sich nach diesem Autor bei Salamandra eine perforierende Arterie zum Tarsus, während bei Proteus die Perforation des Tarsus von Seite einer Arterie ausfällt, dafür aber die Tibialis antica zur Dorsalis pedis wird.

Hofmanns Schilderungen in Bronns grossem Werke rekapitulieren hauptsächlich die Auseinandersetzungen von Corti und Hyrtl.

Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf die hinteren Extremitäten von Hatteria, Alligator, Lacerta, Varanus, Uromastix, Macroscincus, Zonurus und Testudo.

#### Hatteria (Taf. 19/20, Fig. 7).

Die Arteria ischiadica entsendet am Oberschenkel folgende Äste:

- a) Eine starke Circumflexa femoris externa, die sich von hinten her um den Femurschaft (unterhalb des Trochanters) herumwindet und den grössten Teil der Kniestrecke versorgt.
- b) Eine schwächere Circumflexa femoris interna, welche in

die Adduktoren eindringt und mit der Arteria obturatoria anastomosiert.

c) Rami musculares für die Hinterseite des Oberschenkels.

d) Eine Circumflexa genu communis, die sich in einen äusseren und einen inneren Zweig spaltet.

Unterhalb des Kniegelenkes setzt sich die Arteria ischiadica in ein Gefäss fort, welches hoch oben zwischen Tibia und Fibula scheinbar auf die Streckseite des Unterschenkels übertritt und an der dorsalen Seite des Pronator quadratus gegen den Fussrücken verläuft.

Am oberen Winkel des Interstitium interosseum giebt der Stamm einen Ramus dorsalis mit einer Recurrens ab, der sich zum Stamme gerade so verhält wie an der vorderen Extremität die Interossea externa zum Stammgefässe. Ich werde dieses Hauptgefäss des Unterschenkels von nun an als Arteria interossea bezeichnen. Im unteren Drittel wird die Interossea (i) von einem schmalen Ligamentum tibio-fibulare (l) überbrückt.

Am Tarsus angelangt, entsendet die Interossea als Dorsalis pedis (d, p) zunächst einen Ramus perforans plantaris, der den lockeren Verband zwischen Tibia und Fibula durchsetzend, sich auf die Bandapparate der Planta lagert und hier mit den Arterien der Umgebung anastomosiert. Hierauf spaltet sich die Dorsalis pedis in eine Tarsea interna und eine Tarsea externa, und diese teilen sich ihrerseits wieder in je zwei Arteriae metatarsae dorsales, die teils oberflächlich, teils bedeckt von den Zwischenknochenmuskeln verlaufen (s. Fig. 7).

Die Arteriae metatarsae dorsales geben Rami perforantes zur Fusssohle ab und spalten sich entsprechend den Interdigi-  
talfalten in die Fingerarterien, die mehr volarwärts situiert verlaufen und an den Endphalangen durch starke Queräste untereinander in Kommunikation treten.

Die Tarsea externa geht in die fibulare Randarterie der

ersten Zehe über; die Tarsea interna giebt gemeinsam mit einer plantaren Arterie die tibiale Randarterie der fünften Zehe ab.

In der Fossa poplitea gehen aus der Arteria ischiadica hauptsächlich zwei in der Tiefe der Muskulatur gelegene Randarterien hervor und zwar:

a) Eine laterale Arterie, die neben einem Aste des Nervus tibialis posticus verläuft und in die Tarsea externa inoskuiert und

b) eine mediale Arterie, die an die Tibia gelehnt mit einem starken Aste des Nervus tibialis in die Tiefe der Planta hineinzieht. Dazu kommt eine dritte zwischen den vorigen gelagerte Arterie, die mit einem Aste des Nervus ischiadicus verläuft und am Tarsus mit den perforierenden Ästen der Arteriae metatarsae, mit dem Ramus perforans der Dorsalis pedis und mit der medialen Unterschenkelarterie anastomosiert. Diese Arterien formieren vor den Metatarsen einen zarten tiefliegenden Gefässbogen.

Keine der hinteren Unterschenkelarterien kann ungezwungen mit jenen der Säuger homologisiert werden.

Der Nervus peroneus verhält sich typisch und verläuft vor dem Ligamentum tibio-fibulare herab. Dieser Nerv wird von einer Anastomosenkette (siehe Fig. 7) begleitet, die sich vielleicht jener an die Seite stellen lässt, welche bei manchen Säugetieren die primäre Tibialis antica mit der Dorsalis pedis verbindet und das Erscheinen der sekundären Tibialis antica einleitet. Die Anastomosenkette bei Hatteria geht aus einem knapp oberhalb des Ligamentum tibio-fibulare von der Interossea entspringenden Aste hervor, der sich in einen aufsteigenden und einen absteigenden Schenkel spaltet. Der aufsteigende Schenkel inoskuiert in die Interossea dorsalis (primäre Tibialis antica); der absteigende in einen Zweig der Arteria tarsea interna.



*Alligator lucius.*

Die Untersuchung des nicht vollkommen injizierten Präparates ergibt folgendes Resultat: Die Arteria poplitea entwickelt vorwiegend drei Äste, und zwar einen Ast, der sich an die Verzweigung des Nervus tibialis posticus hält, ferner zwei zarte, lange Gefäße, die sich bis gegen die Planta verfolgen lassen. Der Stamm der Poplitea selbst giebt einen Ramus dorsalis (R. interosseus externus) ab, tritt hierauf zwischen den beiden Unterschenkelknochen auf die vordere Seite über, verläuft als Interossea herab und wird zur Dorsalis pedis. Am distalen Ende des Unterschenkels, wo ein Pronator quadratus vorhanden ist, lagert die Interossea vor dem Muskel. An der hinteren Seite des letzteren verläuft als Abkömmling der Interossea eine schwache, kurze Arterie, welche sich schon in der Gegend des Sprunggelenkes erschöpft. In Begleitung der Interossea findet sich ein Zweig des Nervus ischiadicus, der oberhalb des Sprunggelenkes wieder auf die hintere Seite zurückkehrt und die Fingerbeuger innerviert, während der Nervus peroneus sich typisch verhält. Dieser Nerv verläuft nicht mit der Arterie, da beide durch eine Fascie von einander getrennt werden; ihre Verzweigungen begegnen sich erst am Fussrücken.

Hofmann macht die Bemerkung, dass der Nervus peroneus bei den Krokodilen, bei *Ptyodactylus* und *Iguana* über das Collum fibulae verlaufe, bei den anderen dagegen gewöhnlich zwischen Tibia und Fibula hindurch an die Vorderseite des Unterschenkels trete. Diese Angabe ist nicht ganz richtig, denn der Begleitnerv der Interossea kommt auch neben dem typischen Nervus peroneus vor.

*Lacerta ocellata.*

Der Stamm der Arteria ischiadica zieht als Interossea an der dorsalen Seite des Pronator quadratus herab und geht am

Fussrücken in die Dorsalis pedis über. Nach oben entsendet die Interossea einen Ramus dorsalis (R. interosseus externus), die Dorsalis pedis ähnlich wie bei *Hatteria* einen Ramus plantaris perforans.

Den distalen Teil der Interossea überbrückt ein schmales Ligamentum tibio-fibulare, während der sich typisch verhaltende Nervus peroneus vor dem Bande verläuft.

Bei *Lacerta viridis* (Taf. 19/20, Fig. 9) und *Lacerta agilis* verläuft die Interossea gerade so wie bei *Lacerta ocellata*.

#### *Varanus niloticus.*

Die Arteria ischiadica geht in die Interossea über, welche sich im wesentlichen wie bei den bisher beschriebenen Reptilien verhält. Hervorzuheben wäre jedoch, dass sie vor dem Ligamentum tibio-fibulare herabzieht. Etwa in der Mitte des Unterschenkels zweigt von der Interossea ein starker Ast ab, der an der hinteren Seite des Pronator quadratus plantarwärts zieht und sich im Bereiche des Sprunggelenkes ramifiziert. Corti nennt dieses Gefäß Arteria tibialis postica. Der Nervus peroneus verläuft typisch.

#### *Uromastix spinipes.*

Die Arteria poplitea wird zur Interossea und diese zur Dorsalis pedis. Das Ligamentum tibio-fibulare ist vorhanden und spannt sich vor der Interossea aus. Der Musculus pronator quadratus beschränkt sich auf das distale Drittel des Unterschenkels. Am oberen Rande des Muskels zweigt von der Interossea ein der hinteren Seite des Pronator quadratus angeschlossener Ast ab, der sich wie bei *Varanus* verhält. Ein typischer Nervus peroneus fehlt. An Stelle desselben zieht ein Ast des Ischiadicus mit der Arteria interossea bis auf den Fussrücken herab unb innerviert die Strecker.

*Macroscincus coctaei* und *Zonurus griseus* besitzen gleich-

falls eine Arteria interossea, die am Tarsusrücken oberflächlich verläuft.

### Schildkröte.

Die Arteria cruralis verläuft typisch und gelangt, nachdem sie auf die Rückseite des Oberschenkels durchgetreten ist, an die Innenseite des Kniegelenkes und tiefer unten in die Wadenmuskeln, wo sie sich erschöpft.

Die Arteria ischiadica, das Hauptgefäss der hinteren Extremität, geht im Bereiche des Knies in eine Interossea über, die aber nicht wie bisher zwischen den beiden Unterschenkelknochen durchzieht, sondern dem Verlaufe des Nervus peroneus folgend sich um die Fibula herumwindet, um die äussere Seite des Unterschenkels zu erreichen. Hier verläuft sie auf der dorsalen Seite des Pronator quadratus und an einer Stelle bedeckt vom Ligamentum tibio-fibulare herab, und geht schliesslich in die Dorsalis pedis über. Oberhalb des Bandes schickt sie einen Ast ab, der auf demselben gelagert gleichfalls den Fussrücken erreicht. Beide teilen sich in die Versorgung des Dorsum pedis in folgender Weise:

Dorsalis pedis

rechts Metatarses dorsalis I

links „ „ I und II

Oberflächlicher Ast:

rechts Metatarses dorsalis III, IV und V.

links „ „ IV und V.

Die Dorsalis pedis entsendet zwischen den Unterschenkelknochen (am unteren Winkel) einen Ramus perforans posterior, der sich auch in der Tiefe der Planta pedis verzweigt.

Einen ähnlichen Verlauf zeigte die Arteria interossea bei *Testudo mauritanica*. Diese Schilderung stimmt mit jener von *Bojanus* nicht überein, denn dieser Autor lässt die Interossea

zwischen Tibia und Fibula durchtreten. Da die Angabe von Bojanus schlechterdings nicht in Zweifel zu ziehen ist, so muss geschlossen werden, dass bei den Schildkröten zwei Verlaufsweisen der Interossea vorkommen. Die proximalen Anteile dieser Arterie sind demnach nicht in allen Fällen homolog.

### C. Urodelen.

Ich habe *Cryptobranchus japonicus* und *Salamandra maculosa* (Taf. 19/20, Fig. 10 u. 11) untersucht, von welchen der erstere wegen des schlechten Zustandes, in dem sich das Präparat befand, nicht injiziert werden konnte. Bei beiden wird das distale Ende der Arteria interossea von den unteren Epiphysen der Unterschenkelknochen überdeckt. Hierauf passiert das Gefäß den proximalen Gelenkspalt; bei *Cryptobranchus* durchsetzt die genannte Arterie die Artikulation zwischen Intermedium und Fibulare, um an den Tarsalknochen wieder oberflächlich zehnwärts zu ziehen. Bei *Salamandra* liegt an den von mir untersuchten Präparaten die Interossea einfach überdeckt vom Intermedium (Fig. 10), eher der Tibia als der Fibula genähert, verhält sich aber im übrigen typisch. An der plantaren Seite (Fig. 11) sieht man die Arterie, die Fibula kreuzend, vor dem Intermedium in den Intertarsalspalt eintreten.

### D. Anuren.

Nach A. Ecker teilt sich die Arteria ischiadica entsprechend der Kniekehle in eine Peronea und eine Arteria tibialis. Erstere zieht bedeckt von dem Biceps femoris herab und verliert sich in dem Gastrocnemius. Die Tibialis, welche die Fortsetzung der Poplitea repräsentiert, tritt durch ein Loch des Schienbeines auf die Streckseite über und erreicht auf diese Weise den Fuss-

<sup>1)</sup> Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864.

rücken. Von der Dorsalis geht ein Zweig ab, der zwischen Talus und Calcaneus zur Fusssohle verläuft.

Meine Untersuchungen an *Rana esculenta* und *Bufo cinereus* ergaben Resultate, die im wesentlichen mit jenen Ecker's übereinstimmen. Der Stamm der Unterschenkelarterie durchsetzt den Kanal des Schienbeins und verläuft in Begleitung eines Peroneusastes gegen den Tarsus.

Der Terminus „Arteria tibialis“ ist für das genannte Gefäss vielleicht nicht gut angewendet, da es sich sehr wahrscheinlich um eine Arterie handelt, die der Interossea der Reptilien homolog ist. Das Gefäss scheint ein primäres zu sein; es ist mir nämlich nicht gelungen, einen Wechsel der Arterienbahnen an der hinteren Extremität der Batrachier zu beobachten.

### Resumé.

a) Bei sämtlichen (untersuchten) Reptilien geht die Poplitea in die Interossea und diese direkt in die Dorsalis pedis über. Eine Ausnahme macht die Schildkröte, bei welcher die Interossea, wenn sie sich nicht typisch verhält, durch eine sekundäre Verbindung im proximalen Stücke einen abweichenden Verlauf nimmt.

b) Die Interossea ist das Hauptgefäss des Unterschenkels, die Dorsalis pedis das des Fusses.

c) Ein hinterer tiefliegender Zweig der Interossea, der sich gegen das Sprunggelenk fortsetzt, ist gewöhnlich vorhanden.

| Vordere Extremität.          | Hintere Extremität.               |
|------------------------------|-----------------------------------|
| Arteria interossea           | = Arteria interossea.             |
| Ramus interosseus externus   |                                   |
| s. dorsalis                  | = Ramus dorsalis cruris.          |
| Arcus dorsalis               | = Dorsalis pedis.                 |
| Ramus volaris der Interossea | = Ramus plantaris der Interossea. |



Die Arterienverzweigung der oberen und der unteren Extremität zeigen unter einander eine gewisse Übereinstimmung. Diese geht bei einzelnen Vertretern so weit, dass auch die *Interossea cruris* von einem Nerven begleitet wird. —

Die Entwicklungsgeschichte der Unterschenkelarterien bei den Reptilien, die ich an *Lacerta* studiert habe, lehrt, dass von unwesentlichen Modifikationen abgesehen, das primäre Gefäss persistiert. Von einem Wechsel des Gefässstammes, wie beim Kaninchen oder bei der Katze, bei welchen das primäre Gefässrohr sich sehr stark zurückbildet und von einer sekundären Bahn abgelöst wird, ist bei *Lacerta* nichts wahrzunehmen.

An einem neun Tage alten Embryo, dessen Muskel- und Skeletsystem noch nicht differenziert ist, lagert am Unterschenkel mehr hinten eine axiale Arterie, die am Fusse (ähnlich wie die axiale Arterie an der Hand) in eine dorsale und eine plantare Verzweigung zerfällt. (Taf. 19/20 Fig. 9.)

An zwölf Tage alten Embryonen, deren Skelet bereits in Verknorpelung begriffen ist, liegt die axiale Arterie oben an der hinteren Seite, tiefer unten zwischen den Knochenanlagen, und distal an der vorderen Seite des Unterschenkels.

Der *Ramus plantaris* ist schwächer geworden. (Taf. 19/20, Fig. 12—25.)

Am 23 Tage alten Embryo ist das Skelet knorpelig, die Muskeln sind deutlich differenziert. Hinsichtlich der Lage und des Verlaufes der axialen Arterie hat sich nichts geändert.

Der Umstand, dass am neun Tage alten Embryo die axiale Arterie mehr hinten zu liegen scheint, ist offenbar darauf zurückzuführen, dass die Skelet- und die Muskellage noch nicht gesondert sind. Mit der Scheidung dieser Formationen muss das Gefäss mehr auf die vordere Seite rücken.

Auch bei den Anuren habe ich eine Ablösung der primären axialen Arterien durch einen sekundären Gefässstamm nicht beobach-

tet; es handelt sich demnach auch hier um die Arteria interossea, die von den ankylosierenden Unterschenkelknochen umwachsen wird.

### Das intratarsale Stück der Arteria interossea.

Wir begegnen hinsichtlich des Verhaltens der Interossea zum Tarsus ähnlichen Beziehungen wie an der vorderen Extremität zwischen der gleichnamigen Arterie und dem Carpus. Das Gefäß durchsetzt entweder die erste Tarsusreihe und verläuft eine Strecke weit an ihrer plantaren Seite, oder es zieht ungedeckt über die dorsale Fläche der Fusswurzel hinweg. Ersteres findet sich bei Salamandra (Taf. 19/20 Fig. 10 und 11) und Cryptobranchus japonicus, letzteres bei den Sauriern (Taf. 19/20 Fig. 7 und 9), Cheloniern und Batrachiern.

Auch an der hinteren Extremität scheint die Perforatio tarsi von Seite der Interossea an die Gegenwart eines Intermedium gebunden zu sein. Ein solches besitzen nur die Urodelen, wogegen es bei den Batrachiern und Reptilien fehlt oder infolge von Ankylose seines Rudimentes mit nachbarlichen Skeletstücken nicht mehr nachweisbar ist.

Bei Hatteria punctata findet man an der vorderen Extremität die Interossea vom Intermedium bedeckt, während an der unteren Extremität, deren erste Tarsusreihe bloss ein Knochenstück enthält, die Arterie oberflächlich lagert.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Perforatio tarsi ein allen Amphibien und Reptilien im embryonalen Zustande zukommendes Charakteristikum repräsentiert. Ich fand sie an Embryonen von Lacerta agilis vom 9. und 10. Tage sehr gut ausgebildet (Taf. 19/20 Fig. 12—16), desgleichen bei Froschlärven (Taf. 19/20 Fig. 17—19) mit noch nicht differenzierter Skelet- und Muskelanlage.

Ob die partielle dichtere Fügung der Mesodermzellen an der dorsalen Seite der Arteria interossea an einem 10 Tage alten

Embryo von *Lacerta agilis* (Fig. 15) als Anlage des Intermedium gedeutet werden darf, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten.

Auch bei Säugetierembryonen durchsetzt die primäre axiale Arterie der hinteren Extremität den Tarsus, welches Verhalten sich hier wegen der Grösse der Gefässe sogar leichter verfolgen lässt als bei den Reptilien. Bei Kaninchenembryonen mit grössten Längen von 7,7, 8,9, 11,0, 11,5 und 13,5 mm ist das intratarsale Stück der Interossea sehr schön ausgebildet (Taf. 19/20, Fig. 20—26); haben dagegen die Embryonen eine Länge von 16,0 und 20,0 mm erreicht, dann zeigt sich das bezeichnete Gefässstück schon reduziert (Taf. 19/20, Fig. 28), namentlich im letzteren Falle.

Ähnliches habe ich an Katzenembryonen beobachtet; bei solchen von 11 mm Länge ist das perforierende Gefässstück stark entfaltet, bei Embryonen von 16 mm Länge bereits rudimentär. Die starke Reduktion bedingt neue Verbindungen zwischen der dorsalen Verzweigung der Interossea und anderen höher gelegenen Arterien, unter welchen der Ramus perforans anterior der Interossea, freilich nicht immer, als Hauptarterie von grosser Beständigkeit ist. Indem nun durch Rückbildung eines Stückes der axialen Arterie ihre Dorsalverzweigung an die Saphena oder die Tibialis antica übergeht, wird der Bestand der primären Arterie überflüssig. Behält dieselbe einen grösseren Einfluss auf die Fussrückenverzweigung, wie z. B. bei *Phoca*, dann erhält sich, wie erinnerlich, das Gefäss auch in einem besseren Zustande.

Bei den Huftieren passiert ein Ast der Tibialis antica (Sussdorfs Arteria tarsea perforans) den vom Naviculare, Cuboidum und Ectocuneiforme gebildeten Tarsalkanal, um in die Planta zu gelangen. Es ereignet sich auch, wie wir gesehen haben, dass der Stamm der Tibialis antica den Kanal durchsetzt und ist nicht ausgeschlossen, dass das intratarsale Stück der Arterie einem primären Gefässe angehöre. Die Verbindungen

desselben mit der Tibialis antica und anderen Arterien wären dann sekundäre Bildungen.

Ob der von J. Hyrtl<sup>1)</sup> beschriebene Ramus ad sinum tarsi, der sich zu einer stattlichen Anastomose zwischen der Tibialis antica und postica ausweiten kann, zu dem intratarsalen Stücke der primären Unterschenkelarterie eine Beziehung habe, vermochte ich nicht zu entscheiden.

### Resumé.

| Reptilien                                                 | Säugetiere                                                  |
|-----------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|
| a) Arteria interossea                                     | = der A. interossea bezw. der distalen Portion der Peronea. |
| b) Der Ramus dorsalis (R. interosseus externus) derselben | = der primären Tibialis antica.                             |
| c) Dorsalis pedis                                         | = der Dorsalis pedis.                                       |

Verglichen mit den Säugetieren zeigt sich, dass die Interossea der Reptilien dem bei Phoca und Lemur typisch vorkommenden axialen Unterschenkelgefäße, bezw. (bei anderen) dem distalen Stücke der Peronea homolog ist. Die Dorsalis pedis der Reptilien entspricht dem Ramus dorsalis profundus der Saphena, jenem der sekundären Tibialis antica resp. dem der Arteria peronea. Die Dorsalis pedis der Reptilien verbleibt an der Interossea, während sie bei den Säugetieren von der Saphena, der Tibialis antica oder der Peronea übernommen wird.

Indem die Dorsalis pedis sich erhält, der Arcus dorsalis manus dagegen rudimentär wird, bewahrt die hintere Extremität das ursprüngliche Verhalten getreuer als die vordere. —

Meine Auffassung der Extremitätenarterien bei den Rep-

<sup>1)</sup> Normale und abnorme Verhältnisse der Schlagadern des Unterschenkels. Denksch. d. Kais. Akad. Bd. 23. Wien 1864.

tilien und den Amphibien weicht von jener der anderen Autoren wesentlich ab, denn diese nennen fast allgemein meine Interossea *Tibialis antica*, eine Bezeichnung, die den Verdacht erweckt, dass an eine Homologie mit dem gleichnamigen Gefässe des Menschen gedacht werde, was jedoch unzulässig ist.

Der irrtümliche Terminus *Tibialis antica* für die Interossea der Reptilien wird aber begreiflich, wenn man berücksichtigt, dass bei denselben eine *Membrana interossea* in dem Sinne wie bei den Säugern nicht vorhanden ist und es aus diesem Grunde schwerfällt zu entscheiden, ob die Arterie der vorderen oder hinteren Seite des Unterschenkels angehöre. Ich glaube aber behaupten zu dürfen, dass vor dem proximalen Stücke der Interossea stets eine Fascie verläuft, und hiermit dieser Arterie der Platz an der plantaren Seite angewiesen ist.

So verschieden sich auch die Verzweigungsweise der Unterschenkelarterien bei den untersuchten Amphibien, Reptilien und Säugetieren darstellen mag, die Entwicklung dieser Gefässformen zeigt immerhin, dass alle auf eine gemeinsame Urform zurückzuführen sind. Wir finden bei den Säugetieren gerade so wie bei den Reptilien eine primäre axiale Unterschenkelarterie, welche neben einer starken dorsalen Endverzweigung eine schwächere plantare Ramifikation und am oberen Ende des Unterschenkels einen die *Membrana interossea* perforierenden, der späteren primären *Tibialis antica* entsprechenden Ast entsendet, wobei von einer Saphena ebenso wie von der hinteren Schienbeinarterie anfänglich nichts zu bemerken ist. Während aber bei den Amphibien und Reptilien die bezeichnete Gefässformation im wesentlichen erhalten bleibt, sehen wir bei den Säugern Veränderungen eintreten, als deren endgiltiges Resultat die Astfolge der axialen Arterie an andere Gefässe übergeht.

Die Frage, warum bei den Säugetieren an beiden Extremitäten eine axiale Arterie auftritt, kann vorläufig nur in atavisti-



schem Sinne beantwortet werden. Die Vorderarm- und die Unterschenkelarterien bauen sich auf Grundlage der für die Reptilien Geltung habenden Verhältnisse auf.

Schliesslich bemerke ich noch, dass hinsichtlich der berührten Verhältnisse zwischen Vorderarm und Unterschenkel der Reptilien eine bemerkenswerte Analogie herrscht, eine Analogie, die auch bei den Säugetieren, freilich nur auf das fötale Leben beschränkt, obwaltet.

## D. Vögel.

F. Tiedemann<sup>1)</sup> lässt die Arteria ischiadica eine Strecke weit an der hinteren Fläche des Unterschenkels zwischen Schien- und Wadenbein abwärts steigen und sich hierauf in die hintere und die vordere Schienbeinarterie spalten. Erstere soll sich in der Nähe des Sprunggelenkes verlieren, letztere, die stärkere, an den Fussrücken gelangen. Nach F. Bauer<sup>2)</sup> giebt die Ischiadica unter anderen Ästen die Tibialis antica ab, die zwischen Tibia und Fibula durchgeht, während die Arteria poplitea sich analog der Arteria tibialis postica fortsetzt und etwa in der Mitte des Unterschenkels zwischen Schien- und Wadenbein auf die vordere Seite des Unterschenkels und später auf den Fussrücken übertritt.

Nach der Beschreibung von Barkow<sup>3)</sup> setzt sich bei Podiceps subcristatus die Ischiadica in die Poplitea fort. Diese schlüpft durch eine Lücke zwischen Tibia und Fibula an die vordere Fläche des Unterschenkels, kehrt aber distal an die hintere Seite desselben zurück, um die Tibialis postica darzustellen; die eigentliche Tibialis postica wieder soll bis zur Mitte der hinteren Unterschenkelseite herabsteigen, hier perforieren und als Arteria tibialis antica weiterziehen. Einen gleichen Verlauf der Tibialis

<sup>1)</sup> l. c.

<sup>2)</sup> l. c.

<sup>3)</sup> l. c.

postica beschreibt Barkow bei *Fulica atra*, *Ciconia alba* u. a. Dieser Autor führt auch eine *Peronea* an, die aber nicht dem Gefässe homolog ist, welches bei den Säugern mit diesem Namen belegt wird.

J. F. Meckel<sup>1)</sup> zählt unter den Ästen der absteigenden Aorta eine tiefe und eine oberflächliche Schenkelpulsader auf. Die erstere verzweigt sich in den Muskeln des Oberschenkels; die letztere, welche unter dem Sitzbein nach aussen tritt, verläuft zwischen den Muskeln an der hinteren Fläche des Oberschenkels, wendet sich in der oberen Gegend des Unterschenkels an die vordere Fläche des Schienbeins, erweitert sich hier meistens oder zerfällt in Geflechte, welche den Stamm umstricken, und steigt schliesslich gegen den Fussrücken herab, wo sie sich vorzüglich in zwei Hauptäste teilt.

H. Gadow<sup>2)</sup> beschreibt die Unterschenkelarterien der Vögel in folgender Weise. Die *Arteria ischiadica* spaltet sich in der Kniekehle in die *Tibialis postica* und *antica*. Erstere läuft zwischen dem *Gastrocnemius* und den tiefen Beugern herab und verliert sich in der Nähe des Intertarsalgelenkes. Letztere ist die stärkere Arterie des Unterschenkels und die alleinige des Fusses; sie spaltet sich an der Hinterfläche des *Caput tibiae* in die *Arteria peronealis* und den Hauptstamm. Die *Peronealis* tritt zwischen *Tibia* und *Fibula* auf die Streckseite des Unterschenkels, während der Stamm an der Hinterfläche der *Membrana interossea* herabgleitet, hierauf diese Membran durchbohrt und so auch auf die Vorderseite gelangt.

J. Hyrtl<sup>3)</sup>, der die Gefässe der hinteren Extremität bei *Apteryx australis*, *Grus cinerea*, *Spheniscus demersus*, *Struthio Camelus*, *Dramaius* und *Rhea americana* beschreibt, findet bei *Apteryx*, dass die *Poplitea*, nachdem sie eine *Tibialis antica*

1) l. c.

2) l. c.

3) Neue Wundernetze etc. Denksch. der K. Akademie, Bd. 22, Wien 1864.

superiör, die sich auf die Versorgung der Zehenstrecker beschränkt, abgegeben, als Arteria tibialis postica eine kurze Strecke weit an der hinteren Seite des Unterschenkels sich verbreitet und dann an der Stelle, wo die Fibula mit der Tibia verschmilzt, durch das Spatium interosseum nach vorne tritt und zur Arteria tibialis antica inferior wird. Die beiden Arteriae tibiales anticae anastomosieren untereinander. Die Gefäßverhältnisse der anderen Vögel schildert Hyrtl in übereinstimmender Weise. Ich hebe hervor, dass bei Spheniscus ein oberflächlich auf den Wadenmuskeln verlaufendes Gefäß den Namen Tibialis postica erhält und die Tibialis antica superior auch als Ramus muscularis bezeichnet wird<sup>1)</sup>. —

Ich selbst habe die Arterien der unteren Extremität von Circus, Spheniscus und vom Huhn untersucht.

#### Circus (Species nicht bestimmt).

Die Arteria ischiadica ist das Hauptgefäß des Beines. Die Femoralis zeigt eine schwache Ausbildung, windet sich oberhalb des Knies um die Adduktorensehne herum und inoskuliert in die Poplitea.

Das letztere Gefäß, welches die Fortsetzung der Ischiadica darstellt, liegt bedeckt von dem Musculus popliteus und entsendet eine primäre Tibialis antica an die Streckseite des Unterschenkels. Das Stammgefäß selbst bettet sich an der hinteren Seite des Unterschenkels in die von der Tibia und Fibula gebildete Rinne, durchsetzt an der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Drittel das Interstitium interosseum und gelangt gleichfalls an die dorsale Seite des Unterschenkels. (Ich werde dieses von den Autoren als Tibialis antica bzw. Tibialis postica bezeichnete Gefäß Arteria interossea nennen und die Wahl dieses Terminus später begründen.) Die Arterie passiert hierauf

---

<sup>1)</sup> Auf die Geflechtbildungen der Arterien habe ich keine Rücksicht genommen.

das Sprunggelenk und setzt sich als eine durch besondere Länge ausgezeichnete *Arteria metatarsa* zehenwärts fort. Die *Arteria metatarsa* giebt unmittelbar unterhalb des Sprunggelenkes eine *Arteria plantaris profunda* ab, welche durch eine Lücke des Hauptmetatarsus auf die plantare Seite zieht, um sich hier zu ramifizieren. Tiefer unten teilt sich die *Metatarsa* in die *Digitales communes* II und III, die entsprechend den Metatarsophalangealgelenken in je zwei *Digitales propriae* zerfallen. Die an den Seiten der Zehen gelagerten Fingerarterien senden sowohl gegen die dorsale als auch gegen die plantare Partie der Zehen Seitenzweige ab.

Vor dem Übergange der *Arteria metatarsa* auf die Zehen perforiert ein zweiter Seitenast derselben den grossen Mittelfussknochen und bildet an dessen plantarer Seite mit dem Endstücke der *Plantaris profunda* ein starkes Quergefäss. Diese quer gelagerte Arterie verläuft medialwärts, tritt durch den Spalt zwischen *Metatarsus* I und II wieder auf den Fussrücken über und schickt hier die *Digitalis communis prima* ab.

Bemerkenswert erscheint ferner, dass die *A. metatarsa* mit der primären *Tibialis antica* ein vierästiges Geflecht bildet. Diese ist nämlich sehr kräftig entwickelt und spaltet sich zunächst in zwei Äste, einen medialen und einen lateralen, von welchen der erstere vorwiegend für die Zehenstrecker bestimmt ist. Der laterale Ast teilt sich seinerseits wieder in drei Zweige, von welchen zwei zu beiden Seiten des *Nervus peroneus* distalwärts ziehen, während der dritte, mehr nach aussen verschobene Zweig mit einem Seitenaste des genannten Nerven verläuft. Von den zwei Begleitarterien des *Nervus peroneus* inoskuliert die laterale in einen rückläufigen Seitenzweig der *Interossea*, die mediale in einen Ast dieses Gefässes, welcher am Sprunggelenke vom Stamme abgeht und neben der *Arteria metatarsa* untergebracht ist. Der dritte Spaltungsast der primären *Tibialis antica* mündet am Tarsalgelenke in die *Interossea*.

Die drei Zweige der primären *Tibialis antica* geben, im Gegensatze zur *Interossea*, Reiserchen an die Strecker ab.

Die oben erwähnte Begleiterarterie der *Metatarsa* spaltet sich unter der Mitte des Mittelfussknochens in zwei Zweige; einer von diesen senkt sich in den Stamm der *Metatarsa* ein, der andere verläuft gegen den Spalt zwischen der ersten und zweiten Zehe, anastomosiert hier mit der *Arteria plantaris profunda* und entsendet hierauf die *Digitalis dorsalis communis I*.

Die mediale Digitalarterie der ersten Zehe stammt aus der *Digitalis dorsalis communis III*, tritt zwischen 3. und 4. Zehe in die *Planta pedis* ein und erreicht, die Fußsohle oberflächlich querend, ihr Verzweigungsgebiet.

#### *Spheniscus demersus*.

Die starke *Arteria femoralis* tritt zwischen dem Adduktor und dem Kniestrecker in die *Fossa poplitea* über und giebt vor ihrem Durchtritte ein mächtig entwickeltes, der *Arteria saphena* vergleichbares Gefäß ab, welches in Begleitung eines *Cruralis-astes* oberflächlich bleibend, gegen das Sprunggelenk verläuft. Da der Fuß bereits präpariert und die Injektion nur mangelhaft war, so konnte ich über die distale Verzweigung dieser und mancher anderen Arterie nichts erfahren.

Die *Arteria poplitea* schickt im Bereiche des Kniegelenkes zunächst eine primäre *Tibialis antica* und hierauf mehrere Muskelzweige ab, von welchen einer neben dem *Nervus tibialis posticus* gegen das Sprunggelenk verläuft. Die Endramifikation dieser Arterie war nicht mehr erhalten. Der Stamm der *Poplitea* zieht nach Abgabe der genannten Zweige an der Hinterseite des Unterschenkels (in der Rinne zwischen *Tibia* und *Fibula*) bis gegen dessen Mitte herab, durchsetzt hier das *Interstitium interosseum* und verläuft als *Interossea* an der Streckseite neben dem *Nervus peroneus* distalwärts. Am Sprunggelenke ange-



langt, sondert sich die Arterie von dem Nerven; dieser verzweigt sich am Fussrücken, während die Arterie sich in zwei Äste gabelt, von welchen der eine zwischen Metatarsus III und IV gegen die Planta perforiert, der zweite Ast sich in die Rinne zwischen Metatarsus II und III bettet und gleichfalls einen Ramus perforans der Planta zusendet.

Als hintere Fortsetzung der Poplitea zieht ein Ast bis gegen das Sprunggelenk hinab. Diese Arterie fehlte bei *Circus*.

### Huhn.

Beim Huhn ist die Arteria cruralis rudimentär, und es fungiert eine Arteria ischiadica als Stammgefäss des Beines. Die Unterschenkelportion der Ischiadica, die Interossea, giebt zunächst eine primäre Tibialis antica ab und tritt an der Grenze zwischen dem oberen und dem mittleren Drittel auf die vordere Seite über, um in Begleitung des Nervus peroneus profundus den Fussrücken zu erreichen. Der distale Teil der Arterie verhält sich demnach wie die sekundäre Tibialis antica und deren Fortsetzung, die Dorsalis pedis, bei den Säugetieren. Ich betone nachdrücklich, dass nur die distale Hälfte des Gefässes der Tibialis antica höherer Säugetiere entspricht, denn proximal geht aus dem Anfangsstücke der Interossea eine Arterie hervor, die sich gerade so verzweigt wie die Interossea externa am Vorderarme der Reptilien bez. die primäre Arteria tibialis antica vieler Säugetiere, bei welchen sich das Gefäss bald nach seinem Durchtritte zwischen den beiden Unterschenkelknochen in der Streckmuskulatur erschöpft.

Die Tibialis postica fehlt, keine der an der Hinterseite des Unterschenkels befindlichen Arterien berechtigt zur Annahme einer solchen.

Als hintere Fortsetzung der Interossea zieht eine schwache Arterie an der Fibula bis gegen das Sprunggelenk herab, die

sich ähnlich dem Ramus posterior der Interossea bei *Uromastix* verzweigt.

### Resumé.

Allen dreien ist gemeinsam, dass die Ischiadica, beziehungsweise die Femoralis am Unterschenkel in eine Interossea und diese in die Dorsalis pedis ausläuft. Das Verhalten des arteriellen Unterschenkelstammes stimmt demnach hinsichtlich seiner Form mit jenem der Reptilien überein. Hier wie dort setzt sich der Stamm der Poplitea nach Abgabe einer primären Tibialis antica als Interossea und diese als Dorsalis pedis fort.

Die Entwicklung der Hauptarterie des Unterschenkels bei den Vögeln läuft ähnlich wie bei den Reptilien und den Säugern ab. An 80—90 Stunden alten Hühnchenembryonen findet sich in der hinteren Hälfte des Unterschenkels eine axiale Arterie, welche schon von F. Hochstetter<sup>1)</sup> beobachtet wurde. An der Einschnürungsstelle zwischen dem Unterschenkel und dem Fusse spaltet sich das Gefäß in einen dorsalen und plantaren Ast. Ersterer durchbricht die Skeletanlage im Bereiche des Sprunggelenkes und gelangt auf den Fussrücken. Ob aber die Perforation noch das distale Unterschenkelende oder schon den Tarsus trifft, konnte ich nicht entscheiden. Der plantare Ast zieht in die Fusssole hinein, um sich daselbst zu verzweigen.

An 100—120 Stunden alten Embryonen hat sich an dem geschilderten Bilde nichts geändert, wohl aber an 150 Stunden alten Föten. An diesen erscheint der Stamm des plantaren Astes zurückgebildet, und die Durchbruchstelle des dorsalen Astes ist vom distalen Ende des Unterschenkels höher emporgerückt, um an 170 Stunden alten Embryonen noch näher dem Kniegelenke zu liegen.

<sup>1)</sup> Morph. Jahrb. Bd. 13.

Wir haben gesehen, dass der dorsale Ast der axialen Arterie sich wie bei den Reptilien progressiv entwickelt. Das von den Autoren als *Arteria tibialis antica* bezeichnete Gefäß geht demnach aus der axialen Arterie hervor, und aus diesem Grunde habe ich es wie bei den Reptilien *Arteria interossea* genannt.

Sollte es der Fall sein, dass die axiale Arterie den Tarsus durchbricht und dass das intratarsale Stück sich nicht gegen die Oberfläche verschiebt, sondern zu Grunde geht, dann müsste an eine sekundäre Verbindung der distalen Partien der axialen Arterie mit ihrer Fussrückenverzweigung gedacht werden.

### Anhang.

Nach Abschluss meiner Arbeit erschien die Fortsetzung von J. Popowkis Untersuchung über „Das Arteriensystem der unteren Extremitäten bei den Primaten“<sup>1)</sup>, aus welcher ich anhangsweise die Hauptresultate zusammenstelle: Bei *Cebus* ersetzt die *Saphena* vollständig beide Schienbeinarterien, es findet sich jedoch im Verlaufe des *Nervus tibialis posticus* eine Anastomose zwischen der ursprünglichen *Tibialis postica*, die ein Zweig der *Poplitea* ist, und dem hinteren Zweige der *Saphena*. Diese Verbindung ist morphologisch bedeutsam, da durch dieselbe das Erscheinen der typischen *Tibialis postica* bei den höheren Affenarten und dem Menschen erklärt wird. Bei *Ateles* tritt eine ähnliche Anastomose zwischen der ursprünglichen *Tibialis antica* und der *Dorsalis pedis* auf.

Neben oder nach der Differenzierung der hinteren Schienbeinarterie erfolgt die allmähliche Entwicklung der *Peronea*. Während dieselbe bei den *Arctopithecii* und den niederen Pla-

<sup>1)</sup> Anatomischer Anzeiger 1894, Nr. 3. u. 4.

tyrrhinen noch nicht differenziert ist, findet sich als erste Spur derselben bei einigen Catarrhinen ein feiner Zweig der Arteria tibialis postica. Bei anderen Catarrhinen ist dieser Zweig bereits stärker und erreicht das untere Drittel des Schienbeins, um schliesslich bei den Anthropoiden seine volle Ausbildung zu erhalten.

Als letztes Gefäss differenziert sich die Tibialis antica, welche ihre Vollendung erst beim Menschen erlangen soll.

Hinsichtlich der Entwicklung der Saphena hat Popowski bei zwei menschlichen Embryonen (von 5 und 6 Monaten) einen Rest der Saphena in Form eines feinen Zweiges gefunden, der mit dem gleichnamigen Nerven verlief und ungefähr in der Mitte des Schienbeins endigte. Der Autor meint wohl, dass man nach diesen zwei Fällen noch keinen sicheren Schluss auf das constante Auftreten der Arterie bei allen Embryonen ziehen könne, vermutet aber, dass durch weitere Untersuchungen die Saphena als beständige Eigenthümlichkeit für die ersten Monate des fötalen Lebens sich erweisen werde.

Ich habe in dieser Schrift die Frage aufgeworfen, ob und welche Bedeutung der Saphena in frühen Stadien der Entwicklung des Menschen zukomme; hierunter verstehe ich die Frage, ob die Saphena des menschlichen Embryo sich wie bei den Tieren in einen Ramus dorsalis und plantaris spalte. Um dies zu erforschen, hätten menschliche Embryonen aus sehr frühen Stadien der Entwicklung zum Studium herangezogen werden müssen. Hienge die Entscheidung dieser Frage von der Untersuchung 5–6 Monate alter Embryonen ab, dann wäre es mir wohl möglich gewesen, einen befriedigenden Aufschluss zu erhalten. Allein Embryonen aus den bezeichneten Entwicklungsstadien sind bereits zu alt. Die Gefässformationen sind bereits definitiv ausgestaltet. Aus diesem Grunde wird auch die Berufung auf ähnliche Vorkommnisse an der vorderen Extremität hinfällig, und ich wiederhole in dieser Beziehung aus dem I. Teile meiner Arbeit die Angabe Ruges, nach welcher an 5 bis 17 cm langen Embryonen nichts

auf eine hohe Teilung der Brachialis Beziehbares wahrgenommen wird. Im übrigen hat ja, wie bereits citiert, J. Hyrtl gezeigt, dass entsprechend dem Verlaufe der Vena saphena selbst beim erwachsenen Menschen von der Durchtrittsstelle der Femoralis durch den Schlitz der Adduktorsehnen bis herab zum Rete malleolare internum sich eine Folge kontinuierlicher Anastomosen vorfindet, deren Ausgangspunkt der Hautast der Arteria anastomotica ist. Dieser durch Länge ausgezeichnete Stamm, der während seines Verlaufes an Volumen nicht abnimmt, gesellt sich zum Nervus saphenus und begleitet ihn bis zur Mitte des Unterschenkels. Hieraus wird ersichtlich, dass ein wesentlicher Unterschied zwischen der Saphena eines 6 Monate alten Embryos und der eines Erwachsenen nicht besteht.

Hinsichtlich des zweifachen Systems von Arterien auf dem Fussrücken bei einigen Affen, in Bezug auf welche Popowski die Frage aufwirft, ob dies nicht ein Hinweis darauf sei, dass bei niederen Tieren, ähnlich wie am Handrücken, zwei arterielle Gefässlagen sich etablieren, bemerke ich, dass dies schon beim Wombat angetroffen wird. Der Fussrücken der Affen soll nach diesem Autor ausschliesslich von Zweigen der Saphena versorgt werden, eine Angabe, die nach meinen Erfahrungen nicht ganz richtig ist.

Was die Verzweigung in der Fussohle anlangt, findet Popowski bei allen Affen, dass die Tibialis postica beziehungsweise die Saphena in eine stärkere Plantaris interna und eine schwächere Plantaris externa zerfällt, die durch Anastomose den Arcus superficialis herstellen. Den tiefen Bogen bildet die Dorsalis pedis mit einem tiefen Aste der Plantaris externa. Hiezu kommt jedoch noch jene Form, welche Theile und ich beschrieben haben, und die dadurch ausgezeichnet ist, dass die Metatarsaeae dorsales in die Planta pedis eindringen und die Digitalarterien abzweigen lassen.

Bei den Anthropoiden wie beim Menschen wird der ober-



flächliche Bogen reduziert, während gleichzeitig der tiefe Bogen an Stärke gewinnt.

Ein oberflächlicher und ein tiefer Fusssohlenbogen findet sich, wie ich im I. Teile meiner Arbeit nachgewiesen habe, auch beim Kaninchen, Hund, Lemur catta, Hapale, Rhesus und beim Menschen.

Schliesslich citiere ich noch, dass Popowski, eine Angabe (C. Gegenbaur's<sup>1)</sup>) ausführend, die allmähliche Differenzierung der Hauptarterien auf die Weise zu erklären versucht, dass „nach Massgabe der Erwerbung einer aufrechten Haltung des Körpers eine Aufrichtung der unteren Extremität erfolgen müsse. Infolge der beständigen Versuche zur Aufrichtung der unteren Extremitäten muss sich die A. saphena rein mechanisch ausdehnen und als Resultat muss eine Atrophie derselben eintreten.“

Diese Theorie scheint mir noch nicht genügend fundiert zu sein; es fällt auf, dass die Vena saphena, in welcher der Blutdruck geringer als in der Arterie ist, erhalten bleibt, ferner, dass bei Lemur catta die Arteria saphena höheren Grades als bei Lemur varius atrophisch ist, obgleich die Lebensweise beider sich kaum wesentlich unterscheiden dürfte. Endlich verlangt auch die Rückbildung der Arteria saphena bei Bradypus bidactylus eine Erklärung, die wohl auf einer anderen Grundlage als in Popowskis Theorie zu suchen sein dürfte.

Ich war bei meiner Arbeit wiederholt versucht, die Formendivergenz der Arterienverzweigungen theils auf mechanische Verhältnisse (Gangart, Körperstellung), theils auf die Verschiedenheit der Muskelanlagen zurückzuführen, es ist mir aber, von unwesentlichen Momenten abgesehen, nicht gelungen zu einem befriedigenden Resultate zu gelangen.

1) Lehrbuch d. Anatomie. Leipzig 1890.

# Erklärung der Abbildungen.

## Buchstabenerklärung.

### Arterien:

- c. Arteria cruralis.
- p. „ poplitea.
- s. „ saphena.
- d.p.p. Arteria dorsalis pedis profunda.
- d.p.s. Ramus superficialis der Dorsalis pedis.
- b. Ramus posterior der Saphena.
- t.p. sekundäre Tibialis postica.
- t.p.p. primäre Tibialis postica.
- p.l. Arteria plantaris.
- pl.e. „ „ externa.
- pl.i. „ „ interna.
- t.a.p. primäre Tibialis antica.
- t.a. sekundäre Tibialis antica.
- f. Arteria peronea.
- i. Arteria interossea bezw. axiale Arterie.
- r.a. Ihr Ramus perforans anterior.
- r.p. „ „ „ posterior.
- r.pl. „ „ „ plantaris.

### Nerven.

- n.i. Nervus ischiadicus.
- n.s. „ saphenus major.
- n.t.p. „ tibialis posticus.
- n.t.a. „ „ anticus.

### Muskeln.

- M.t.a. Musculus tibialis anticus.
- M.t.p. „ „ „ posticus.
- g. Gastrocnemius.
- P. Musculus popliteus.

- fl. Zehenbeuger.
- fl. h. Flexor hallucis.
- S. Sartorius.
- G. Gracilis.
- S. t. Semitendinosus.
- S. m. Semimembranosus.

**Bänder.**

- L. Ligamentum tibio-fibulare.

**Tafel 15/16.**

Fig. 1. Phascolomys Wombat. Linke hintere Extremität mit der Verzweigung der Saphena.

- +, + + Äste der Saphena zum Rückennetze der Dorsalis pedis superficialis (d. p. s.), a. g und a. g' Rami articulares.

Fig. 2. Phascolomys Wombat. Streckseite des linken Unterschenkels.

d. p. p. Dorsalis pedis profunda aus dem R. posterior der Saphena.

- a. Anastomose der primären Tibialis antica mit der Dorsalis pedis superficialis (d. p. s.) und der Dorsalis pedis profunda (d. p. p.).

- + Anastomose der Dorsalis pedis superficialis mit der Saphena (wie oben).

Fig. 3. Phascolomys Wombat. Beugeseite des linken Unterschenkels. Die oberflächliche Wadenmuskulatur ist abgetragen; es liegen die tiefen Beuger bloss.

r. m. Rami musculares.

- a. Anastomose eines Ramus muscularis mit der Tibialis postica.

- + wie oben.

Fig. 4. Dasypus villosus. Rechte hintere Extremität.

f. Fingerbeuger,

G. Gastrocnemius.

Fig. 5. Katze. Linke hintere Extremität.

- r. p. Ramus perforans der Tibialis antica.

Fig. 6. Katze. Linke hintere Extremität, plantare Seite.

n. t. Nutritia tibiae.

n. f. „ fibulae.

Fig. 7. Mouflon. Rechte hintere Extremität.

pl. Arteria plantaris.

m. „ metatarsea dorsalis.

Fig. 8. Mouflon. Rechte hintere Extremität, dorsale Seite.

c. Begleitarterie des Nervus peroneus superficialis.

Fig. 9. Phoca vitulina. Rechte hintere Extremität, plantare Seite.

r. m. Ein Ramus muscularis.

Fig. 10. Igel. Linke hintere Extremität.

Fig. 11. Igel. Linke hintere Extremität, plantare Seite.

m. Eine Muskelarterie, die den Nervus tibialis posticus begleitet und in die Tibialis postica einmündet.

l. lateraler }  
m. medialer } Ast des Ramus muscularis.

Fig. 12. Pteropus edulis. Linke hintere Extremität.

#### Tafel 17/18.

Fig. 1. Pteropus edulis. Linke hintere Extremität.

l. Arteria ischiadica.

m. Ihr medialer Stamm,

l. „ lateraler „ .

Fig. 2. Lemur varius. Linke untere Extremität, Unterschenkel und Fuss.

s. rudimentäre Saphena.

c. Dorsalast der primären Tibialis antica.

f. Ramus perforans anterior der Peronea.

b. Ast der Saphena für den medialen Fussrand.

a. Anastomose dieses Astes mit der Dorsalis pedis.

Fig. 3. Lemur varius, hintere Seite des Unterschenkels.

p. Poplitea.

t. a. p. primäre Tibialis antica.

f. Arteria peronea.

Fig. 4. Lemur varius. Planta der rechten hinteren Extremität.

t. p. Tibialis postica.

pl. i. Plantaris interna.

pl. e. „ externa.

r. p. Ramus profundus desselben.

Fig. 5. Rhesus nemestrinus. Linke hintere Extremität.

d. p. s. Ramus dorsalis superficialis der Saphena.

Fig. 6. Rhesus nemestrinus. Linke hintere Extremität, plantare Seite.

f. Arteria peronea.

Fig. 7. Schimpanse. Rechte hintere Extremität.

d. p. p. Dorsalis pedis profunda der Saphena.

d. p. s. Dorsalis pedis superficialis der Saphena.

a. Anastomose der primären Tibialis antica (t. a. p.) mit der Dorsalis pedis profunda.

f. und f'. Rami perforantes dorsales der Peronea.

Fig. 8. Orang. Mediale Hälfte der Kniegegend. Rechte Seite.

G. Gracilis.

S. Sartorius.

a. g. Arteria articularis genu suprema.

Fig. 9. Orang. Rechte hintere Extremität.

M. t. a. Musculus tibialis anticus.

t. a. Rudimentäre Arteria tibialis antica.

s. Saphena.

d. p. s. Ihr Ramus dorsalis superficialis.

Fig. 10. Orang. Rechte hintere Extremität.

fl. Die Zehenbeuger.

Fig. 11. Mensch. Mediale Seite der Kniegegend.

G. Gracilis.

S. Sartorius.

S. m. Semimembranosus.

S. t. Semitendinosus.

s. Arteria saphena.

s'. Ihre Fortsetzung.

a. g. Arteria articularis genu suprema.

n. s. Nervus saphenus major.

Tafel 19/20.

Fig. 1. Mensch. Rechter Unterschenkel mit verkümmelter Tibialis antica (t. a.) und Anastomose derselben mit der aus der Peronea (f.) stammenden Dorsalis pedis profunda (d. p. p.).

Fig. 2. Macacus, rechter Unterschenkel. Die oberflächlichen Wadenmuskeln wurden abgetragen.

p. Arteria poplitea.

t. p. „ tibialis postica.

t. a. „ „ antica.

f. Muskelarterie des Flexor hallucis, den proximalen Teil der Peronea vertretend.

Fig. 3. Macacus, rechter Unterschenkel.

p. Arteria poplitea.

t. a. „ tibialis antica.

i. „ interossea.

Fig. 4. Rhesus nemestrinus. Rechter Unterschenkel.

Fig. 5. Cynocephalus hamadryas. Linker Unterschenkel. Die oberflächliche Wadenmuskulatur wurde abgetragen. Anastomose der Poplitea (p.) mit der sekundären Tibialis postica (t. p.) vermittelt einer Arterie, welche den hinteren Schienbeinnerven (n. t. p.) begleitet.

f. Arteria peronea.

fl. Flexor digitorum und Tibialis anticus.

fl. h. Flexor hallucis.

Fig. 6. Cynocephalus hamadryas. Linker Unterschenkel. Die Membrana interossea ist blossgelegt. An der Tibia haftet der Muskelstumpf des Tibialis anticus, an der Fibula der Stumpf des Flexor hallucis.

Die Arteria peronea (f.) tritt in den Flexor hallucis ein. Ihr medialer Ast biegt sofort ab und geht in die Arteria interossea (i) über, während der laterale Ast (f') den Muskel seiner ganzen Länge nach durchsetzt und erst oberhalb des Sprunggelenkes in die Interossea und in den Ramus posterior (r. p.) der Saphena (s.) inoskuiert.



Fig. 7. *Hatteria punctata*. Rechter Unterschenkel, dorsale Seite. Die Streckmuskeln wurden abgetragen. (Vergrössert.)

- L. Ligamentum tibio-fibulare; hinter demselben die Arteria interossea (i), vor demselben eine Anastomosenkette.

Fig. 8. *Hatteria punctata*. Fuss, plantare Seite.

- r. pl. Ramus plantaris der Interossea, der unterhalb des Pronator quadratus durchbricht.

Fig. 9. *Lacerta viridis*. Rechte hintere Extremität. Dorsale Seite. Die Interossea (i) verläuft am Tarsus oberflächlich und wird von einem Ligamentum tibio-fibulare überbrückt.

Fig. 10. *Salamandra maculosa*. Linke hintere Extremität, dorsale Seite. Die Arteria interossea wird von der distalen Fibulaepiphyse und von dem Os intermedium (O. i.) überdeckt.

Fig. 11. *Salamandra maculosa*. Linke hintere Extremität, plantare Seite. Die Arteria interossea lagert eine Strecke weit frei auf dem Tarsus.

Fig. 12 bis 16<sup>1)</sup>. *Lacerta agilis*. Embryo vom 10. Tage. Querschnitte durch das Fussgelenk im Bereiche der Perforation von Seite der Arteria interossea. Die Reihe schreitet entsprechend der Nummerierung distalwärts vor. (Vergr. Obj. 4, Ok. 2.)

- pl. plantare }  
d. dorsale } Seite.

- i. Arteria interossea.

Fig. 12. Lage der Arterie zwischen Tibia und Fibula.

Fig. 13 bis 15. Perforatio tarsi.

Fig. 16. Die Arterie liegt wieder dorsal (auf der distalen Tarsusreihe).

- n. Nerv an der dorsalen Seite.

Fig. 17. Froschlarve. Querschnitt durch den Unterschenkel an jener Stelle, wo die Interossea zwischen den Anlagen der beiden Unterschenkelknochen durchtritt.

- i. Arteria interossea.

- n. t. a. Nervus tibialis anticus.

- n. t. p. „ „ posticus.

Fig. 18 und 19. Froschlarve. Querschnitte an Stelle der Perforatio tarsi.

Fig. 18. Distales Ende des Unterschenkels.

Fig. 19. Durchtrittsstelle.

- a. axiale Arterie.

- d. dorsale }  
pl. plantare } Seite.

Fig. 20 bis 26. Kaninchenembryo 11,5 mm lang. Querschnitte durch das Fussgelenk, die in der aufgestellten Reihenfolge distalwärts vorschreiten.

- i. Axiale Arterie.

- c. plantare Verzweigung.

<sup>1)</sup> Fig. 12—26 und Fig. 28 schematische Darstellungen.

Fig. 20. Distaler Teil des Unterschenkels. Die Arterie liegt mehr plantar in der Skeletmuskelanlage.

Fig. 21 bis 24. Die axiale Arterie durchsetzt den Tarsus.

Fig. 25 und 26. Die axiale Arterie liegt bereits dorsal von der Skeletanlage.

Fig. 27. Kaninchenembryo. 11 mm lang, Flachschnitt durch die vordere Extremität. Man sieht, dass das distale Stück der axialen Arterie (i) in der Carpusanlage untergebracht ist.

Fig. 28. Kaninchenembryo. 16 mm lang. Die Stelle des Tarsus, wo die axiale Arterie (i) durchbricht. Die Arteria ist schon geschwächt.

s. Arteria saphena.

n. Der hintere Schienbeinnerv.



AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT IN WÜRZBURG.

---

ÜBER  
INTERCELLULARLÜCKEN  
UND  
KITTSUBSTANZ.

VON  
DR. THEODOR COHN.

*Mit 7 Figuren auf Tafel XXI/XXII.*





Die nachfolgende Arbeit bringt einige neue Beobachtungen über das Epithelgewebe; besonders bringe ich neue Daten über die Intercellularbrücken und -Lücken, sowie über gewisse eigentümliche Vorrichtungen, welche den Verschluss der letzteren gegen die freie Oberfläche der Epithelien hin erwirken.

Die Litteratur der protoplasmatischen Zusammenhänge benachbarter Zellen sowohl eines und desselben als auch differenter Gewebe ist vor kurzem ganz ausführlich von Klecki (Nr. 13) und ihm folgend von Werner (Nr. 12) besprochen worden, deren Arbeiten unter der bewährten Leitung Barfurths entstanden sind. Indem ich den Leser im einzelnen auf die von den genannten Autoren gegebenen Zusammenstellungen verweise, gebe ich hier, im engsten Anschluss an Klecki, nur eine ganz kurze, meinen Absichten entsprechende Übersicht der wesentlichsten historischen Daten.

Die grundlegenden Untersuchungen über die gegenseitige Verknüpfung oder Verbindung der Elemente des Epithelgewebes verdanken wir ohne Zweifel Max Schultze. Dieser berühmte Autor entdeckte bekanntlich an der Oberfläche epithelialer Zellen des ektodermalen Systems, so an den Zellen des Stratum mucosum der Epidermis, ferner an den Epithelzellen der Zunge, der Mundschleimhaut, der Lippen und der Conjunctiva, feine, in grosser Menge dicht neben einander stehende Fortsätze oder

Stacheln. Mit diesen sollten die benachbarten Zellen in einander greifen „wie zwei mit den Borsten in einander gepresste Bürsten“. Epithelzellen der geschilderten Art bezeichnete Max Schultze als Stachel- oder Riffzellen. Bald darauf entdeckte F. E. Schultze ähnliche Strukturverhältnisse in der Epidermis von Fischen und Amphibien.

Die Auffassung von der gegenseitigen Verbindung der Epithelzellen, wie sie sich Max Schultze auf Grund seiner Untersuchungen gebildet hatte, wurde von den nun folgenden Forschern wesentlich modifiziert. Es wiesen nämlich Bizzozero, später Ranvier, Flemming, Pfitzner u. a. nach, dass die Epithelzellen nicht mittels Stacheln oder Riffen verzahnt, sondern durch ein System enger Spalträume von einander getrennt seien und dass sie anderseits durch zahlreiche, diese Spalten durchsetzende protoplasmatische Fäden in kontinuierlicher Verbindung unter einander stehen. Nach Flemming's Vorgang bezeichnet man diese Bildungen als „Intercellularlücken“, bezw. als „Intercellularbrücken“.

In der Folge sind die Intercellularlücken und -Brücken in den geschichteten Epithelien ektodermaler Abkunft von einer ausserordentlich grossen Anzahl von Beobachtern näher studiert und eingehend geschildert worden. Es machten sich ferner Bestrebungen geltend, diese Einrichtungen ihrem physiologischen Werte nach erklärlich zu machen. Arnold und Thoma wiesen beim Frosch durch Injektion die Kommunikation der Intercellularräume der Epidermis mit dem Lymphgefässsystem nach; diese Autoren hoben die Bedeutung der Intercellularräume für die Bewegung des erwähnten Säftestromes hervor. Axel Key und Retzius injizierten die Spalträume des Rete Malpighi der menschlichen Haut von den Lymphgefässen aus. A. Henle gelang es, die Intercellularräume an verschiedenen Orten (Epidermis der Froshhaut und des Schweinerüssels, Epithel des Ösophagus etc.) mit Ölmasse zu imbibieren, welche dann durch

Schwärzung mittels Osmiumsäure mikroskopisch sichtbar gemacht wurde. Dieser Autor leugnet das Vorhandensein einer besonderen Kittsubstanz zwischen den Epithelzellen. Ebenso äussert sich Mitrophanow (Haut vom Axolotl und vom Triton), der sich die Intercellularräume während des Lebens lediglich von Lymphe erfüllt vorstellt.

In neuerer Zeit wurden protoplasmatische Zusammenhänge auch zwischen den Darmepithelzellen gesehen, so von Mall und R. Heidenhain, und zwar sollen die Zellen an ihren unterhalb der Kerne gelegenen Abschnitten derartige Verbindungen zeigen. Indessen fügt der letztere Autor hinzu (Nr. 3, pag. 9), dass es ihm in manchen Fällen schien, als seien die Epithelzellen ihrer ganzen Länge nach durch zahlreiche intercellulare Brücken in Zusammenhang. — Ferner scheinen nach neueren Untersuchungen auch innerhalb der Endothelien die einzelnen Zellen durch Protoplasmabrücken in direkter Verbindung zu stehen. So gelang es einer Reihe von Autoren, Ciaccio, Swaen, Ewetsky, Prenant, Preis, Nuel und Cornil an dem Endothel der hinteren Fläche der Kornea Protoplasmabrücken nachzuweisen, und Ranvier stellte sie am Peritoneum einiger Nagetiere dar, nachdem er durch Injektion von Höllensteinlösung eine Peritonitis erzeugt und so die Endothelzellen zum Schrumpfen gebracht hatte. —

Viel Aufsehen hat in letzter Zeit die Entdeckung der Inter-cellularbrücken zwischen den glatten Muskelzellen gemacht, eine Thatsache, die durch die Namen zahlreicher Autoren verbürgt wird (Kultschitzky, Barfurth, Busachi, Klecki, M. Heidenhain, Nicolas, Schuberg, Lebrun, Werner).

Wenn wir die oben erwähnte Kommunikation der intra-epithelialen, intercellular gelegenen Spalträume mit dem Lymph-

gefäßsystem als erwiesen ansehen, eine Vorstellung, die heutzutage wohl kaum auf Widerstand stossen wird, so liegt die Frage nahe, wie denn ein derartiges System von Lymphspalten nach der freien Oberfläche des Epithels hin endigt. Denn es ist natürlich von grosser Bedeutung, ob eine freie Kommunikation der in Rede stehenden Intercellularräume und damit also der allgemeinen Lymphbahnen des Körpers mit dem umgebenden Medium statt hat oder ob wir einen Verschluss dieser Räume gegenüber der Aussenwelt feststellen können. Dieser Punkt ist auffallenderweise bis jetzt nur wenig berücksichtigt worden; die spärlichen diesbezüglichen Untersuchungen sind an der Epidermis einiger Amphibien gemacht worden.

Pfitzner (Nr. 10) spricht sich über die in Frage kommenden Verhältnisse nach Beobachtungen an der Larve von *Salamandra maculosa* etwa folgendermassen aus. Die Intercellularbrücken sollen strang-, bisweilen lamellenförmig, in der Mitte am schwächsten sein; sie gehen kontinuierlich in die beiderseitige wandständige Protoplasmaschicht über und sind auch als einfache Ausläufer dieser letzteren anzusehen. Innerhalb der Intercellularlücken nimmt Pfitzner eine besondere Kittsubstanz nicht an, sondern nur eine hauptsächlich der Ernährung der Zellen dienende Flüssigkeit. Gegen die freie Oberfläche der Epidermis münden die Intercellularräume nach der Ansicht des Autors frei aus. Zu dieser Annahme gelangte Pfitzner durch folgende Wahrnehmung: Beobachtete er eine Larve an geeigneten Stellen längere Zeit unter dem Mikroskop, so sah er gelegentlich aus den Intercellularräumen kleine Tröpfchen einer Substanz hervortreten, die stärker lichtbrechend war als Wasser. Noch intensiver zeigte sich das Phänomen an abgeschnittenen Hautteilen oder frisch getöteten Tieren. Wie sich die Intercellularlücken zum Bindegewebe der Kutis verhalten, hat Pfitzner nicht mit Sicherheit feststellen können.

Beim erwachsenen Salamander, dessen Epidermiszellen in gleicher Weise wie die der Larve durch Protoplasmabrücken verbunden sind, überzieht, wie Pfitzner angiebt, das Stratum corneum, dem die Intercellularlücken fehlen, als geschlossene Membran die ganze Körperoberfläche und zeigt Unterbrechungen nur an den Drüsenmündungen. Dadurch sind also hier die intercellularen Räume gegen die Aussenwelt vollständig abgeschlossen. Pfitzner führt diese Differenzen im Bau der Epidermis beim erwachsenen Salamander und bei der Larve auf die Verschiedenheit der Lebensbedingungen zurück: das erwachsene Tier braucht als Landbewohner, um gegen die mannigfachen äusseren Insulte und gegen die Wasserverdunstung geschützt zu sein, eine widerstandsfähigere, im allgemeinen undurchlässige Zellschicht, das Stratum corneum, während die im Wasser lebende Larve eines solchen Schutzes nicht bedarf.

Carrière (Nr. 1) sah deutliche Intercellularlücken in sämtlichen Schichten der Epidermis des *Siredon pisciformis*, auch zwischen den Zellen der obersten Schicht, der sogen. Kutikularschicht. Er hatte den Eindruck, als wenn die der freien Oberfläche zugekehrten Ränder dieser Zellen mit einander verkittet seien, konnte jedoch eine besondere Kittsubstanz nicht nachweisen. Die oben erwähnten Beobachtungen Pfitznerns über den Austritt von Tropfen aus den Intercellularlücken sieht er nicht als beweisend für das offene Ausmünden derselben an. Er ist vielmehr der Ansicht, dass eine die Intercellularlücken event. abschliessende Kittsubstanz ein Diffundieren von Flüssigkeit nicht zu hindern brauche.

Auch Paulicki (Nr. 9) hat bei seinen Untersuchungen über die Haut des erwachsenen Axolotl, auf die wir noch mehrfach zurückkommen, ein freies Ausmünden der Intercellularräume nicht konstatieren können; er giebt jedoch die Möglichkeit zu, dass Untersuchungen am lebenden Tiere, wie sie Pfitzner angestellt hatte, ein anderes Resultat ergeben könnten.



Um über dieses bisher so wenig berücksichtigte Verhalten der epithelialen Intercellularräume zur Oberfläche etwas Näheres in Erfahrung zu bringen, habe ich auf Veranlassung des Herrn Dr. M. Heidenhain an einer Reihe epithelialer Gewebe diesbezügliche Untersuchungen unternommen, deren Resultate den wesentlichen Inhalt der nachfolgenden Darstellungen ausmachen. Da ich in der Lage war, als Beobachtungsobjekt die Haut der Amphibien vorzugsweise benützen zu müssen, so sind mir dann ferner eine Reihe neuer Daten in betreff der bekannten „Leydig'schen Zellen“ in die Hände gefallen, Erfahrungen, die ich sorgfältig zusammengetragen habe und hier im Anschluss an das Übrige zur allgemeinen Kenntniss bringe.

### Methoden der Untersuchung.

Die zu untersuchenden Gewebsteile wurden sämtlich frisch-getöteten Tieren entnommen und sofort in die Fixierungsflüssigkeit eingetragen. Ausser der Pikrinsäure und dem Flemmingschen Säuregemisch kam vor allem eine auf heissem Wege bereitete, wässrige, konzentrierte Lösung von Sublimat zur Verwendung, welche nach bekannter Vorschrift 0,6 % Kochsalz enthielt. In dieser Fixierungsflüssigkeit verblieben die Objekte in der Regel 24 Stunden; die Fixierung ist jedoch schon in viel kürzerer Zeit vollendet, falls die Stücke nicht zu gross sind. Nun wurde, ohne dass eine Ausspülung mit fliessendem Wasser vorherging, die Härtung in Alkohol von steigender Konzentration vorgenommen. Die Präparate vertragen diese Behandlung recht gut, da der Alkohol das Sublimat noch leichter löst als das Wasser. Die in den Geweben bei Gelegenheit der Sublimatfixierung häufig in Menge auftretenden Quecksilberniederschläge wurden vor der Färbung aus den Schnitten durch jodhaltigen Alkohol entfernt.

Es wurden sehr verschiedene Färbungsmethoden in Anwendung gebracht. Für meine Zwecke eignete sich, wie im weiteren Verlaufe meiner Arbeit klar wurde, in vorzüglicher Weise das M. Heidenhainsche Verfahren der Eisenhämatoxylinfärbung, welches nun schon an vielen Gewebsformen gute Resultate geliefert hat. Diese an anderen Stellen ausführlich beschriebene Prozedur (Nr. 4 und 8) habe ich in einer ganz einfachen Weise gehandhabt. Die mit destilliertem Wasser auf den Objektträger aufgeklebten Paraffinschnitte (von 5 bis 10  $\mu$  Stärke) wurden nach entsprechender Behandlung mit Xylol und Alkohol für 2 bis 3 Stunden in einer 2½% Lösung von schwefelsaurem Eisenammonoxyd aufgestellt und gelangten dann, nach kurzer Abspülung mit destilliertem Wasser, auf 10 bis 24 Stunden in eine ½- bis 1 % Lösung von Haematoxylinum purissimum. Während des Aufenthaltes in der Farbe bildet sich in den Geweben das Eisenhämatoxylin; die Schnitte erscheinen schliesslich total schwarz und undurchsichtig und kommen nun zur Differenzierung in eben dieselbe Eisenlösung zurück, welche bereits zur Beizung verwendet wurde. Man kann die Farbe je nach dem vorliegenden Zwecke bis zu verschiedenem Grade extrahieren. Im Sinne der ursprünglichen Anwendung der Methode soll man die Differenzierung so weit treiben, dass nur noch die Kerngerüste und die Centralkörper sich stark gefärbt zeigen, während das Zellenprotoplasma unterdessen farblos geworden ist. In der That muss man sich bei der Kontrolle des Extraktionsprozesses vorzugsweise an das Aussehen der Kerne halten, und man unterbricht die Differenzierung im allgemeinen, wenn die Kerngerüste deutlich geworden sind. Indessen kommt es doch darauf an, was man gerade durch die Färbung darstellen will. Denn durch Eisenhämatoxylin färben sich nicht nur die Kerngerüste und die Centrosomen, sondern auch viele Produkte des protoplasmatischen Zellkörpers (z. B. in den Leydigischen Zellen die sogen. Langerhansschen Netze, in

den Pankreaszellen die Zymogenkörner etc.), und so kann es unter Umständen dienlich sein, die völlige Entfärbung des Protoplasmas nicht erst abzuwarten, sondern das Präparat schon vorher völlig fertig zu stellen. Zu dem Behufe werden die auf dem Objektträger befindlichen Schnitte gründlich mit Leitungswasser ausgewaschen und dann wie üblich in Kanadabalsam aufgestellt. Die so gewonnenen Präparate halten sich unbegrenzt, wenn nicht gerade zur „Aufhellung“ oxydierende Mittel in Anwendung gebracht wurden (cave Terpentin, Nelkenöl etc.). Mitunter fand ich es (für bestimmte Zwecke) vorteilhaft, statt in der Eisenlösung in einer 1% Chromsäurelösung zu differenzieren. Hierbei erzielt man eine etwas stärkere Mitfärbung des Protoplasmas.

Gute Dienste hat mir unter anderem auch die Ehrlich-Biondische Mischung geleistet; diese wurde genau nach den Vorschlägen M. Heidenhains behandelt (Nr. 4). Wenn noch in allerletzter Zeit Werner klagt, dass die mit dieser Farblösung erzielten Tinktionen nicht konstant sind, so ist ganz gewiss, dass eine kleine Unterlassungsstunde diesen Misserfolgen zu Grunde liegt. Die Farblösung wurde eben nicht angesäuert, und darum hielten sich die Präparate nicht. Das Verfahren der Ansäuerung ist in der citierten Schrift M. Heidenhains ganz genau beschrieben worden, und es existieren hierorts mit Biondischer Lösung gefärbte, sauer eingelegte Schnitte, die schon 5 Jahre alt und noch fast ganz unverändert sind. Daraus erhellt, dass diese Präparate wohl konstant gemacht werden können.

Ferner habe ich mehrfach mit einer Hämatoxylin-Vanadium-Lösung tingiert, welche Herr Dr. Heidenhain zu bestimmten Zwecken auf folgende Weise herstellt. Es werden 60 cem einer  $\frac{1}{2}$  % Lösung von Haematoxylinum purissimum mit 30 cem einer  $\frac{1}{4}$  % Lösung von Ammonium-Vanadat (bei Zimmertemperatur!) zusammengegossen; dann entsteht eine

schöne graublaue, manchmal ins Violette spielende Farbe, deren Verwertung in der histologischen Technik sehr beschränkt ist, die aber manche sehr bemerkenswerte färberische Eigenschaften besitzt. Beschränkt ist die Verwertung dieser Farbe darum, weil sie wenig beständig ist; sie wird erst am 4. bis 5. Tage nach ihrer Herstellung überhaupt brauchbar, und nach dem 10. Tage hat sie ihre für die histologische Technik wertvollen Eigenschaften gänzlich eingebüsst. Die anfangs mehr blaue Farbe der Lösung geht während dieser Zeit in einen braunen Ton über. Will man mit dieser Hämatoxylin-Vanadium-Lösung arbeiten, so ist es unbedingt nötig, eine grössere Reihe von Objektträgern mit Paraffin-Schnitten zu montieren und im voraus für die Tinktion bereit zu stellen. Nach der Anfertigung der Lösung werden an jedem Tage einige Präparate probeweise gefärbt. Tritt die günstige Wirkung ein, dann wird sofort die ganze übrige Reihe der bereit gehaltenen Schnitte tingiert. Im übrigen ist eben jene Farbentönung, welche die Präparate einmal angenommen haben, in Xylol-Kanadabalsam völlig konstant.

Diese Farblösung hat die Eigenschaft, alle Gewebsbestandteile sehr stark zu tingieren. Vor allem ist das Vanadium-Hämatoxylin ein sehr stark wirkender „Protoplasmafarbstoff“ und aus diesem Grunde dem Cytologen zu empfehlen. Das Chromatin der Kerne wird nur wenig oder wenigstens nicht in besonderem Grade tingiert; mitunter bleibt die Färbung des Chromatins (Basichromatin M. Heidenhain) völlig aus. Dagegen färbt sich das Lanthanin (oder Oxychromatin M. Heidenhain) der Kerne sehr stark, gerade so wie jeder andere Protoplasmafarbstoff, namentlich auch die sauren Anilinfarben eine nahe Verwandtschaft zu dem Lanthanin zeigen (Näheres in Nr. 5 pag. 544). Protoplasma und Lanthanin tingieren sich stark braun (sepiafarben), und zwar so intensiv, dass schon sehr dünne Schnitte vonnöten sind (3 bis 4  $\mu$ ), um die Färbung einiger-



massen durchsichtig zu erhalten. Besonders merkwürdig ist, dass diese Hämatoxylinfarbe an den Geweben sehr starke Metachromasieen bewirkt, so dass die Präparate mitunter förmlich bunt erscheinen. Diese Metachromasieen treten nicht immer in genau denselben Tönungen wieder ein; sie sind nicht ganz stabil. Häufig erhielten wir das Bindegewebe blau, das Mucin ebenfalls bläulich, die Nukleolen, die  $\alpha$ -Granula der Leukocyten und die roten Blutkörperchen orangerot, die quergestreifte Muskulatur schön goldbraun. (Eine andere metachromatische Reaktion dieser Farbflüssigkeit findet man bei Nicoglou erwähnt (Nr. 8 pag. 71 der Dissertation). Indessen produzieren sich, wie gesagt, diese metachromatischen Reaktionen nicht immer in der gleichen Weise; trotzdem dürfte sich, wie ich glaube, das Vanadium-Hämatoxylin doch in den Fällen zu Versuchen eignen, in denen es, namentlich bei cellularhistologischen Untersuchungen, gilt, materielle, chemische Differenzen der einzelnen Gewebsbestandteile aufzudecken.

Schliesslich habe ich mehrfach die Gewebsstücke in toto durchgefärbt, und zwar einmal mit gewöhnlichem Alaunhämatoxylin und zweitens nach der bekannten Methode R. Heidenhains vermittelt Haematoxylinum puriss. und saurem chromsaurem Kalium.

## Untersuchungen.

### 1. Die Intercellularräume in der Epidermis der Amphibien.

Als Ausgangspunkt für die Untersuchung der Intercellularräume diente mir die hierzu in besonderem Masse sich eignende Haut der Amphibien, und zwar zunächst die des Axolotl, welche in der oben angegebenen Weise mit Sublimat fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt wurde. Zunächst studierte ich Flächenschnitte, welche in der Art auf dem Objektträger befestigt wur-



den, dass die freie Seite der Epidermis, wo sie immer in den Schnitt gefallen war, nach oben, gegen den Beschauer hin gewendet sein musste. Die Betrachtung der freien Oberfläche der Epidermis ergab nun folgendes Bild (Fig. 1).

Bei einer sehr hohen Einstellung, bei welcher nur die alleroberste Grenzschrift der Epidermis sichtbar wird, sieht man im Gesichtsfeld ein System schwarz gefärbter, überall gleich dicker Linien, welche polygonale oder rundliche oder auch ganz unregelmässige Felder von sehr verschiedener Grösse einschliessen. Bei nur etwas tieferer Einstellung verschwinden diese Netzwerke sogleich, und es erscheinen die Zellenkörper der obersten Schicht, des sog. Stratum cuticulare, im Gesichtsfeld. Die Kerne dieses Zellenstratum färben sich im allgemeinen sehr stark; sie zeigten gewöhnlich kein deutliches „Kerngerüst“, sondern nur eine gröbere oder eine feinere Granulierung mit einzelnen Nukleolen. War ein Gerüstwerk sichtbar, so zeigte sich dasselbe ungemein feinmaschig. Mitosen habe ich in diesem obersten Zellenstratum ebenso wie Paulicki nicht angetroffen; dagegen bemerkt man, wie es scheint, bisweilen die Anzeichen einer beginnenden Degeneration der Kerne, dies unter Formen, welche denen der sog. Chromatolyse der Kerne ähnlich sehen.

Die einzelnen Zellenindividuen des Stratum cuticulare sind scharf begrenzt und sämtlich durch sehr deutliche Intercellularräume von einander getrennt. Die intercellularen Protoplasma-  
brücken sind ebenfalls jederzeit leicht und deutlich zu sehen. Sie imponieren als feine, normalerweise immer nur kurze Fädchen, welche indessen bei einer eventuellen Schrumpfung der Zellenkörper und bei der dadurch bedingten enormen Erweiterung der Intercellularlücken sich unter Umständen zu ausserordentlicher Länge ausziehen können. Die Bemerkung Pfitzners, dass die Intercellularbrücken in der Mitte dünner seien (Beobachtung an der Salamanderlarve), kann gewiss nicht für alle Fälle zutreffend sein. Denn sehr oft sah ich, dass in den

Verlauf der Protoplasmabrücken ein oder zwei etwas gröbere, rundliche Granula eingelagert waren, so dass sie hierdurch etwa entsprechend ihrer Mitte angeschwollen erschienen. Lamellenförmige Interellularbrücken, von denen Pfitzner spricht, habe ich nicht beobachten können.

Meine Untersuchung ergab als Endresultat schliesslich, dass die erwähnten, durch Eisenhämatoxylin an der Oberfläche der Epidermis dargestellten schwarzen Linien oder Substanzstreifen genau dort sich befinden, wo die Intercellularräume die freie Oberfläche des Epithels erreichen, und dass sie die Intercellularräume nach aussen hin vollständig verschliessen. Dieses Lageverhältnis kann aber nicht ohne weiteres aus dem Flächenbilde (Fig. 1) erschlossen werden. Wenn nämlich in vielen Fällen auch bei einem geeigneten Gebrauch der Mikrometerschraube sich leicht erkennen lässt, dass die in Rede stehenden geschwärzten Linien genau entsprechend den oberen Enden der Intercellularräume sich hinziehen, so hat man an anderen Orten bei der Betrachtung des blossen Flächenbildes doch wieder den Eindruck, als ob dies zierliche, schwarz tingierte, oberflächliche Netz in keiner näheren Beziehung zu den darunter gelegenen Intercellularräumen stünde. Das Flächenbild der Epidermis zeigte sich somit im einzelnen sehr widerspruchsvoll, und ich kam zu vollständigen Aufschlüssen erst auf Querschnittsbildern.

Da das beschriebene, scharf und rein darstellbare Maschenwerk genau in der Ebene der Epitheloberfläche gelegen ist, so müssen die gefärbten Linien in einem senkrecht zur Oberfläche geführten Durchschnitte der Epidermis zum Teil quer, zum Teil auch schief oder tangential getroffen werden und je nachdem als Punkte, bezw. als kürzere oder längere Linien erscheinen. Die Lage dieser Punkte und Linien muss uns dann über ihr Verhältnis zu den unterliegenden Zellen, resp. Intercellularräumen orientieren.

In der That erhalten wir die gewünschte Aufklärung durch einen solchen Querschnitt (Fig. 2).

Die Epidermis des Axolotl besteht aus mehreren Lagen im allgemeinen polyedrischer, in der Tiefe mehr cylindrischer Zellen, zwischen denen in je nach der Körperregion wechselnder Zahl die sogen. Leydig'schen Zellen eingelagert sind. An einzelnen Stellen fehlen dieselben ganz, so an der Schwanzspitze, an anderen, z. B. an der Kopfhaut überwiegen sie in einzelnen Lagen an Zahl bedeutend über die anderen Epithelzellen. Auf die morphologische Beschaffenheit dieser Zellen komme ich später noch ausführlich zu sprechen.

Die Intercellularräume sind in der ganzen Dicke der Epidermis sichtbar. Nach unten reichen sie bis zu einem, schon der Kutis angehörigen, unter Umständen stark färbbaren Bindegewebsstratum (sogen. oberer Grenzsaum der Kutis), auf welchem die unterste Zellenlage der Epidermis aufrucht; nach oben hin durchsetzen sie noch die der obersten Zellschicht angehörige Kutikula und enden verjüngt an der freien Oberfläche derselben. Von besonderem Interesse ist, dass auch dieser äusserste, schon innerhalb der Kutikula liegende Teil der Intercellularräume noch Protoplasmabrücken zeigt. Es ergibt sich hieraus wohl mit Sicherheit, dass diese sogen. Kutikula der Amphibienhaut nicht eine Absonderung, ein Sekret der obersten Zellenlage ist, sondern dass sie aus einer direkten Umwandlung, aus einer Modifikation der äusseren Grenzschicht des Zelleneibes hervorgeht. Auch Paulicki sieht die Kutikula nicht als eine Ausschwitzung oder Auflagerung, sondern als ein Umwandlungsprodukt des Protoplasmas an.

An Präparaten, die mit Vanadium-Hämatoxylin gefärbt sind, lassen sich bezüglich der Kutikula einige interessante Beobachtungen anstellen. Das Zellenprotoplasma wird, wie erwähnt, bei dieser Färbung dunkelbraun tingiert. Die Kutikula jedoch erscheint in grauem Farbentone, so dass sie sich besonders deutlich

von ihrer Unterlage abhebt. Auf der Grenze zwischen der Kutikula und dem übrigen Teil des Zellenkörpers gewahrt man einen tief dunkel gefärbten Streifen, gleichsam von einer Verdichtung der Zellsubstanz herrührend; dieser Streifen ist jedoch beiderseits nicht scharf abgegrenzt. Auf der grauen Grundfarbe, welche die Kutikula in diesen Präparaten annimmt, hebt sich in vielen Fällen ganz deutlich eine besondere Zeichnung ab. Häufig finde ich, in Übereinstimmung mit den Beobachtungen anderer Autoren, eine quere Strichelung. Diese queren Streifen sind jedoch gefärbt, und zwar im Tone des Protoplasmas. Also meine ich, dass protoplasmatische Fädchen sich in die Kutikula hinein fortsetzen.

Ist die quere Strichelung sehr stark ausgesprochen, so kann man unter Umständen ein ähnliches Bild erhalten wie vom Stäbchensaume der Darmepithelzellen. An günstigen Stellen sieht man ferner deutlich, dass die senkrecht zur Oberfläche gerichteten Protoplasmafädchen, in schiefer oder querer Richtung unter einander verbunden sind. Man hat dann eine Netzbildung vor sich, in welcher die augenfälligsten Protoplasmafäden quer zur Kutikula verlaufen und das Bild der Strichelung erzeugen. Meistenteils konnte ich indessen von einer derartigen regelmässigen Anordnung nichts bemerken, und es zeigte dann die Kutikula nur ein unregelmässiges, sehr feines protoplasmatisches Netzwerk. Ich muss mithin auch auf Grund dieser Beobachtungen dafür halten, dass an meinem Objekte die sogen. Kutikula ein metamorphosierter Teil der Zellen selbst ist; den Hergang der Entstehung der Kutikula kann ich mir nur in der Art denken, dass es innerhalb der obersten Grenzschicht der Zellen im Bereiche der interfilaren Räume zur Ausscheidung einer konsistenteren, vielleicht völlig erstarrenden Masse kommt.

Sofern an einer bestimmten Epithelstrecke die Schnittrichtung besonders günstig ausfiel (Fig. 2), finden wir nun an den Stellen,



an denen die Intercellularräume verjüngt an der freien Oberfläche endigen, in der Höhe des freien Randes der Kutikula je ein feines schwarzes Pünktchen. Die Summe dieser Pünktchen dürfen wir als die optischen Querschnitte der im Flächenbild (Fig. 1) gesehenen schwarzen Substanzstreifen ansprechen. An anderen Stellen des Präparates gehen von diesen Punkten schwarze Linien aus, welche der Oberfläche des Epithels parallel laufend einem in den Schnitt gefallenem freien Zellenrande entsprechen. Wieder an anderen Stellen sehen wir entsprechend der Oberfläche der Kutikula längere oder kürzere, schräg in der Dicke des Präparates auf- und absteigende Linien, welche den vom Schnitt in schiefer Richtung getroffenen Zellengrenzen entsprechen.

Die Intercellularräume selbst bleiben auch an stark überfärbten Präparaten stets vollständig ungefärbt. Sie können also keinesfalls mit einer besonderen Kittsubstanz erfüllt sein. Von einer „Kittsubstanz“ würde man doch verlangen, dass sie eine dichtere, zähe Masse ist, und diese müsste sich in irgend einer Weise stärker färben lassen. Dies ist aber nicht der Fall, und ich kann daher nur annehmen, dass die intercellularen Spalträume eine aus dem Lymphgefäßsystem stammende Ernährungsflüssigkeit führen. Die Kommunikation der Intercellularräume mit den Lymphwegen der Kutis wird wohl besser als durch alle Injektionen durch die Thatsache bewiesen, dass wir in den ersteren häufig Leukocyten antreffen, die doch nur aus den Lymphspalten dorthin eingewandert sein können.

Der Querschnitt der Epidermis giebt nun ferner auch Aufschluss über die Frage, warum die im Flächenbild sichtbaren geschwärzten Liniensysteme sich oft nicht mit den unterliegenden Intercellularräumen zu decken scheinen, trotzdem sie ja, wie der Querschnitt lehrt, den oberen Enden dieser Räume entsprechen und an den Zellengrenzen sich zwischen die Nachbarelemente



einschalten. Offenbar wäre bei der Betrachtung von der Fläche ein Zusammenfallen dieser „Kittstreifen“, wie ich sie nennen will, und der Intercellularräume in der Projektion auf die Ebene nur dann möglich, wenn die in der obersten Zellschicht vorhandenen Intercellularlücken alle senkrecht gegen die freie Oberfläche aufstiegen. Ein derartiger senkrechter Verlauf würde zur unmittelbaren Voraussetzung haben, dass die Zellen der betreffenden Schicht senkrecht stehende reguläre Prismen oder Cylinder sein müssten. Die Zellen der Kutikularschicht beim Axolotl zeigen aber nur zum kleineren Teile eine derartige regelmässige Form; viele verbreitern sich nach oben hin und gleichen dadurch stark abgestumpften Kegeln, deren nach aussen gerichtete Basis von der Kutikula repräsentiert wird. Infolgedessen müssen die Intercellularräume in der Begrenzung solcher Zellen nach oben hin divergieren und die Kutikula nicht senkrecht, sondern schief zur Oberfläche durchsetzen. Daraus ergibt sich, dass die von Kittstreifen umsäumte Kutikula einer derartigen Zelle eine grössere Flächenausdehnung besitzt als der optische Querschnitt des zugehörigen unter ihr liegenden Zellkörpers. Die diesen umschliessenden Intercellularräume können dann bei der Betrachtung des Flächenbildes bei senkrechter Projektion nicht mit den entsprechenden Kittstreifen zusammenfallen.

Seltener verjüngt sich die Zelle nach der freien Oberfläche, so dass die Intercellularräume konvergierend durch die Kutikula verlaufen. An solchen Stellen umschliessen dann die Kittstreifen kleine polygonale Felder. Viele der im Flächenbilde (Fig. 1) sichtbaren kleinen Felderchen erklären sich aber anders. Es treten nämlich bisweilen die Kutikulae mehrerer benachbarter Zellen in Form ausgedehnter dünner Platten über den Körper einer in ihrer Mitte befindlichen und aus einem etwas tieferen Niveau heraufragenden Zelle hinweg; dann bleibt von dieser ringumschlossenen Zelle an der Oberfläche nur ein kleines von Kittstreifen umsäumtes Feldchen frei. Eine der-

artige Anordnung der Zellen in der obersten Schicht der Axolotl-Epidermis hat bereits Paulicki beschrieben.

Ich fasse schliesslich bezüglich der Axolotl-Haut kurz wie folgt zusammen:

Die Epidermis des Axolotl ist durchsetzt von einem zusammenhängenden, intercellulären System spaltähnlicher Lücken, welche mit den Lymphräumen der Kutis offen kommunizieren. Nach oben ist dieses Kanalsystem durch eine in schmalen Fäden oder Streifen angeordnete Kittsubstanz verschlossen, welche sich nirgends in die Tiefe der Intercellularräume hinein erstreckt, sondern stets auf die oberflächlichste Grenzschicht der Epidermis beschränkt bleibt. Die beschriebenen Bildungen verdienen also wohl die Bezeichnung „Kittstreifen“.

Nachdem diese Resultate erzielt waren, habe ich die Untersuchung auf einige andere Amphibien ausgedehnt. Dabei ergab sich zunächst, dass die Epidermis des Proteus ganz analoge Verhältnisse bezüglich der Intercellularräume und ihres Abschlusses nach der freien Oberfläche hin aufweist; sie ist jedoch wegen ihrer grösseren Empfindlichkeit weniger zu Untersuchungen geeignet als die resistenterere Haut des Axolotl. — Die Haut der Larve von Triton taeniatus wurde an mit Chromsäure konservierten und mit gewöhnlichem Aluminium-Hämatoxylin gefärbten Präparaten untersucht. Auch sie wies ein oberflächliches Netz von Kittstreifen auf, welches nicht nur die eigentliche Epidermis überzog, sondern sich auch auf das Epithel der Kiemenhöhlen und der Kornea fortsetzte. Die Intercellularräume selbst waren an den untersuchten Präparaten zufälligerweise wenig deutlich. Ebenso konnte festgestellt werden, dass auch in der Epidermis der Salamanderlarve die intercellularen Lücken nach aussen hin durch typische Kittstreifen völlig abgeschlossen sind; dies war besonders deutlich am Epithel der Rückenflosse zu sehen.

## 2. Die Leydigschen Zellen.

Ein besonderes Interesse boten in den von mir untersuchten Eisenhämatoxylinpräparaten wegen einiger auffälliger färbereicher Erscheinungen die sog. Leydigschen Zellen. Diese der Epidermis der Amphibien eigentümliche Zellenspezies bietet trotz der vielfachen über sie angestellten Untersuchungen sowohl in ihrem morphologischen wie besonders in ihrem physiologischen Verhalten so viel Rätselhaftes, dass es sich wohl verlohnt, wenigstens in Kürze noch einmal auf sie zurück zu kommen.

Leydig entdeckte diese nach ihm benannte Zellenart im Jahre 1853. Er beschrieb sie aus der Epidermis der Salamanderlarve und des Proteus und deutete sie als Schleimzellen. Später wurden die Leydigschen Zellen von vielen anderen Autoren in der Haut verschiedener wasserlebender Amphibien oder bei den wasserlebenden Larven wiederum beobachtet und genauer beschrieben. Ihre Entwicklung wurde von Pfitzner für die Salamanderlarve, von Carrière für den Axolotl näher verfolgt. Eine genauere Untersuchung derselben beim erwachsenen Axolotl hat Paulicki geliefert.

Nach Pfitzner entstehen die Leydigschen Zellen der Salamanderlarve aus Epithelzellen; später vermehren sie sich durch Mitose, um schliesslich durch Rückumwandlung zu Epithelzellen allmählich wieder zu verschwinden, so dass sie dem erwachsenen Salamander vollständig fehlen. Eine ganz analoge Entwicklung beschreibt Carrière für den Axolotl. Paulicki hat beim einjährigen Axolotl noch spärliche Kernteilungen gesehen; über eigentliche Zellteilungen fand ich bei ihm keine Angaben. In den von mir untersuchten Präparaten, die einem etwa 5jährigen Axolotl entstammten, fand sich nur einmal eine Zellteilung. Sehr häufig waren dagegen Zellen mit zwei und mehr Kernen, wie sie auch von Pfitzner und Paulicki beobachtet wurden. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich diese Erscheinung,

das Ausbleiben der Zellteilung, in Übereinstimmung mit den genannten Autoren als Zeichen einer verringerten vitalen Energie resp. einer beginnenden Rückbildung auffasse. Jedenfalls findet beim älteren Axolotl keine nennenswerte Neubildung Leydigischer Zellen durch Teilung statt.

Der Kern der Leydigischen Zellen ist in der Regel kleiner als der der anderen Epithelzellen. Seine Form ist kugelig oder oval. Sehr häufig sind an seiner Oberfläche tief einschneidende Furchen zu beobachten; der Kern kann sogar eine Art lappiger Form annehmen. Paulicki hält diese Erscheinung für eine Folgewirkung der angewandten Reagentien; ich halte sie indessen für normal. Ob die Einfurchungen spontan am Kern entstehen oder der Ausdruck gewisser Pressionen sind, welche der Kern von Seiten des Protoplasmas erleidet, das muss ich dahin gestellt sein lassen. Der Kern liegt in der Zelle meist dem Centrum genähert. Zwischen ihm und der Zellenperipherie spannt sich bekanntermassen bei jüngeren Leydigischen Zellen, wie man sie z. B. in der Haut der Tritonenlarve findet, ein protoplasmatisches Fach- oder Septenwerk aus, das auf dem optischen Querschnitt unter der Form eines Netzes erscheint und dessen Maschenräume häufig als „Vakuolen“ imponieren. Eine Abbildung dieses protoplasmatischen Fachwerkes findet man unter anderm auch in der neuen Auflage der Gewebelehre von Köllikers. Um den Kern herum bemerkt man häufig eine umfänglichere Ansammlung protoplasmatischer Substanz. Im übrigen tritt das Protoplasma an Masse gegenüber den anderen Bestandteilen des Zellkörpers völlig zurück. Bei den Leydigischen Zellen des von mir untersuchten fünfjährigen Axolotls konnte ich nur noch äusserst geringe Spuren des erwähnten protoplasmatischen Netzwerkes auffinden, und ich müsste demnach annehmen, dass dasselbe bei höherem Alter des Tieres schwindet.

Ausser diesem Netzwerk enthält die Leydigische Zelle, wie



bekannt, noch eine grosse Anzahl Granula von wechselnder Form und Grösse. Ihre Färbung gelingt mit allen Protoplasmafarben. Mit Eisenhämatoxylin färben sie sich tiefschwarz, entfärben sich aber bei weiterer Differenzierung sehr leicht wieder. Diese Entfärbung geht in der Art von statten, dass sich zunächst die Peripherie der Granula entfärbt, während das Centrum noch schwarz bleibt. Die Entfärbung schreitet dabei ganz allmählich von der Peripherie her nach dem Centrum hin fort. Dabei grenzt sich der gefärbte centrale Teil merkwürdigerweise immer scharf und rein von dem bereits farblos gewordenen Teile ab. So kommt es, dass man auf einem gewissen Stadium der Differenzierung Leydig'sche Granula erhält, welche genau in ihrer Mitte ein grösseres oder kleineres, manchmal minutiös feines, geschwärztes Korn enthalten. In ganz ähnlicher Weise pflegen sich die roten Blutkörperchen der Säuger bei der Eisenhämatoxylinfärbung zu differenzieren, wenn sie zuvor mit Protoplasmafarben behandelt wurden (Nr. 5, pag. 441). Vanadium-Hämatoxylin tingiert die Granula der Leydig'schen Zellen nicht im Tone des Protoplasmas — braun —, sondern gelb bis orangerot. An Grösse sind sie sehr verschieden; man kann ausserordentlich feine und sehr grobe Körner, dazwischen alle Übergänge finden. Ihre Form wechselt stark; ganz gewöhnlich sind sie rundlich gestaltet, sehr häufig aber auch eckig oder in mehrere Spitzen ausgezogen.

Vergleichen wir mit diesen Angaben die Befunde früherer Autoren, so ist zunächst hervorzuheben, dass Pfitzner bei seinen Untersuchungen an der lebenden Salamanderlarve die erwähnten Granula nicht beobachtet hat; er sah vielmehr den Zellkörper nur von einem Netzwerk durchzogen, dessen Maschenräume einen klaren Inhalt zeigten. Er hält deshalb die Granula für Gerinnungserscheinungen, hervorgerufen durch die angewandte Fixierungsflüssigkeit. Dieselbe Entstehungsweise nimmt auch Paulicki für die Granula der Leydig'schen Zellen des Axolotl an.



Um nun über das Verhältnis des protoplasmatischen Netzwerkes zu den Granulis Näheres zu erfahren, habe ich versucht, an Larven des Triton taeniatus geeignete Feststellungen zu machen; hier ist das protoplasmatische Fachwerk stark ausgesprochen, während es beim älteren Axolotl, wie schon erwähnt, sich der Beobachtung fast gänzlich entzieht. Die Leydig'schen Zellen der Tritonlarve lassen nun mit aller Sicherheit erkennen, dass die Granula nur zum Teil zwischen, zu einem anderen Teil dagegen ganz sicher in den Fäden des scheinbaren Protoplasmanetzes liegen. Auf dem optischen Querschnitte solcher Zellen gewahren wir in vielen Fällen, dass die Granula sich als die derben Knotenpunkte des Protoplasmanetzes darstellen. Daher trifft man auch an ihnen so häufig auf allerlei Zacken und Ausziehungen, welche sich unmittelbar nach verschiedenen Richtungen hin in das protoplasmatische Lamellenwerk fortsetzen. Ich bin daher der Meinung, dass die Granula zunächst als integrierende Teile des protoplasmatischen Systems von kleinen Anfängen her entstehen und erst später frei werden. Diese Granula verhalten sich also durchaus nicht etwa so, wie die Zymogenkörner des Pankreas, die Giftkörner der Hautdrüsen der Amphibien oder die „Schleimkörner“ der Mucin bereitenden Zellen, welche sämtlich als „paraplastische“ Einschlüsse bezeichnet werden können. Vielmehr haben wir es hier meiner Ansicht nach mit einer spezifischen Umwandlung des Protoplasmas selbst zu thun. Jedenfalls beweisen die eben angeführten Beobachtungen wenigstens für die Leydig'schen Zellen der Tritonlarve, dass die in ihnen enthaltenen Granula nicht erst durch Gerinnung beim Fixieren der Präparate entstanden sind, sondern dass sie schon im lebenden Zustande präformiert sein müssen. Was die meiner Anschauung widersprechenden Befunde Paulickis und Pfitzners anlangt, so ist es wohl möglich, dass beim lebenden Tier die Granula zu schwach lichtbrechend sind, als dass sie deutlich wahrnehmbar sein könnten.

Leider kann ich zu dieser Zeit mangels frischen Materiales entsprechende Kontrollbeobachtungen nicht ausführen.

Die äussere Grenzschicht der Leydig'schen Zellen des Axolotl ist ausgezeichnet durch ein in ihr sich ausbreitendes, ziemlich weitmaschiges Netzwerk, das sogen. Langerhans'sche Netz. Diese Bildung, welche von Langerhans zuerst beschrieben wurde, ist von Leydig für eine durch Reagentien bewirkte Knitterung der Oberfläche gehalten worden. Flemming liess dieses Langerhans'sche Netz durch Verklebung der geronnenen Interzellularflüssigkeit mit abgerissenen Protoplasmabrücken entstehen. Demgegenüber bestätigte Pfitzner, gestützt vor allem auf Beobachtungen an der lebenden Salamanderlarve, die Ansicht des ursprünglichen Entdeckers. Paulicki endlich beschrieb die Langerhans'schen Netze genauer nach Färbungen mit Fuchsin.

Die in Rede stehenden Netze lassen sich überhaupt mit allen Protoplasmafarben darstellen, da sie ja, wie Paulicki treffend sagt, partielle rippenartige Verdickungen der Zellmembran, d. h. der äusseren Grenzschicht des Protoplasmas sind. So gelang mir die Färbung derselben mit Biondischer Lösung, wobei eine Rotfärbung (durch Rubin S.) eintritt, ferner auch mit Vanadium-Hämatoxylin, welches die Netze gelb färbt. Die besten Bilder ergab unstreitig die Eisenhämatoxylinfärbung (Fig. 3). Denn selbst bei einer Differenzierung, bei welcher die Granula schon farblos geworden sind, bleibt doch das Langerhans'sche Netz noch tief schwarz gefärbt, und man überzeugt sich an derartig gefärbten Schnitten leicht, dass die Netzbalken im allgemeinen flache bandartige Formen haben. Von Interesse ist, dass bei einer übertriebenen Differenzierung die Entfärbung dieser Bänder nicht wie bei den Granulis in der Peripherie, sondern entsprechend ihrer Mitte beginnt, so dass unter Umständen ein bestimmter Netzbalken durch völlige Entfärbung eines längs seiner Mittellinie sich hinziehenden Streifens in einen

„Doppelbalken“, in zwei parallelziehende Bänder aufgelöst wird. Diese eigentümliche Erscheinung hat eine ganz besondere Ursache. Betrachtet man nämlich die Balken des Langerhansschen Netzes bei sehr hohen Vergrösserungen (mit dem Apochromaten) von der Fläche, so machen sich an ihnen viele sehr feine, verschieden grosse, rundliche hellere Stellen bemerkbar. Von diesen weiss ich nicht zu sagen, ob sie völlige Perforationen der Netzbalken vorstellen oder ob diese Öffnungen nur scheinbar sind und von einer sehr dünnen durchscheinenden Lage jener Materie verschlossen werden, aus der die Balken selbst bestehen. Jedenfalls ist klar, — wenn wir uns die Sache richtig vorstellen, — dass die Balken entlang ihren Rändern vergleichsweise solide Bildungen sind, während entlang eines mehr in ihrer Mitte sich hinziehenden Streifens an jenen scheinbaren oder wirklichen Perforationen für die Differenzierungsflüssigkeit bessere Angriffspunkte gegeben sind: daher die künstlich, durch weit getriebene Differenzierung leicht zu erreichende Umwandlung eines einfachen Balkens in einen Doppelbalken. — Von allgemeinen Eigenschaften der Netzbalken wäre schliesslich noch zu erwähnen, dass auch sie von ihrer Aussenfläche her sich durch Interellularbrücken mit den Nachbarzellen verbinden.

Was die genauere Anordnung der Netzbalken bei den Leydig'schen Zellen des Axolotl anlangt, so wäre folgendes zu erwähnen. Denkt man sich die Leydig'sche Zelle als einen Globus, dessen Achse in der Richtung von der freien zur basalen Fläche der Epidermis verläuft, so lässt sich aussagen, dass die Mehrzahl der Balken des Langerhans'schen Netzes etwa in der Richtung der Zellmeridiane verläuft. Auf Flächenschnitten, welche der Mitte der Zelle genähert diese durchqueren, sind daher fast bloss Balkenquerschnitte zu sehen. Von diesen Hauptsträngen gehen Verbindungsstücke unter den verschiedensten Winkeln ab. Nirgends dringen Fortsätze in die Tiefe der Zelle, sondern sämtliche Balken bleiben an ihrer äusseren Ober-

fläche. Nach den beiden Polen der meist oval gestalteten Zellen laufen die Hauptadern des Netzes radienartig zusammen. Hat man auf Flächenschnitten mit dem Messer die oberen oder unteren Pole der Zelle abgehoben, so entstehen infolge der geschilderten strahligen Anordnung Bilder, die bisweilen förmlich an mitotische Figuren (chromatische Mutter- oder Tochterform) erinnern. Häufig auch konfluieren die Netzbalken am oberen und unteren Pole der Zelle derartig, dass dadurch hautartige Ausbreitungen der in Eisenhämatoxylin sich schwärzenden Substanz entstehen, welche somit etwa die allgemeine Form einer Kugelschale haben.

Paulicki giebt an, dass die Langerhansschen Netze sich zuweilen auf benachbarte Leydig'sche Zellen und Epithelien fortsetzen, und bildet auch eine solche Stelle ab. Derartige Verbindungen glaubte ich manchmal zu sehen, habe aber bei genauerer Betrachtung unter guten Immersionssystemen trotz vielfacher sorgfältiger Untersuchungen in keinem Falle einen derartigen Übergang der Netzbalken auf Nachbarzellen mit Sicherheit nachweisen können.

Es bleibt mir noch übrig besonders hervorzuheben, dass an den Leydig'schen Zellen des Axolotl die gröberen Balken des Langerhansschen Netzes die einzigen Strukturteile sind, welche eine spezifische Orientierung (— in meridionaler Richtung —) aufweisen. Diese Anordnung muss also einen besonderen Sinn haben. Nun fragt es sich natürlich, welchem physiologischen Zweck denn überhaupt diese Bildungen dienen. Darauf kann es, wie ich denke, nur eine Antwort geben, die etwas Wahrscheinlichkeit für sich hat: wir müssen sie für Stützgerüste erklären, welche die überaus mangelhafte architektonische Festigkeit des übrigen Zellkörpers kompensierend ersetzen. Von einer besonderen Architektur im Innern des Zellkörpers kann bei den Leydig'schen Zellen des Axolotl ja über-



haupt nicht mehr die Rede sein, da, wie schon mehrfach erwähnt, die protoplasmatische Substanz im Innern bis auf Spuren verschwunden ist. Diese Zellen müssten schon durch den Seiten-  
druck der Nachbarelemente deformiert werden, wenn nicht besondere Vorrichtungen vorhanden wären, welche die Aufrechterhaltung ihrer Form garantieren. Als Schutzvorrichtung können nun gewiss diese rippenartigen, systematisch unter einander verbundenen Verdickungen der äusseren Grenzschiebt der Zelle gelten, welche wir unter dem Namen des Langerhansschen Netzes kennen. Die Anordnung der stärkeren Balken in der Richtung der Meridiane bringe ich damit in Zusammenhang, dass gröbere Insulte von aussen her senkrecht auf die Epidermis einwirken. Mithin ist diese Anordnung zweckmässig, da bei stärkerem Druck von aussen die gröberen meridional verlaufenden Balken erst völlig durchgebogen werden müssten, ehe der Zellkörper in erheblichem Masse leidet.

Einen total anderen Anblick als beim Axolotl gewähren die Langerhans'schen Netze beim Proteus. Von „Netzen“ kann man hier eigentlich nicht mehr sprechen. Die nämlichen Bildungen bieten hier den Anblick sagen wir von „gefensterten Häuten“ oder von starken den Zellkörper umschliessenden Kapseln, welche zahlreiche Perforationen aufweisen, mit anderen Worten: es sind hier die Balken des Netzes so breit und ihre gegenseitigen Verbindungen so zahlreich geworden, dass nur relativ enge Öffnungen zwischen ihnen bestehen bleiben. Hat man beim Proteus die Wand einer Leydig'schen Zelle durch einen Tangentialschnitt so abgehoben, dass sie von aussen her betrachtet werden kann, so ist, wenn der Schnitt mit Eisehämatoxylin behandelt war, der Einblick in das Innere des Zellkörpers verwehrt, da die rundlichen Durchbrechungen der tief schwarz tingierten äusseren kapselartigen Umhüllungen viel zu eng sind, als dass sie einen genügenden Überblick über das Zellinnere gewähren könnten.



Bei der Betrachtung der untersten Zellschicht der *Proteus*-Epidermis fielen mir an Eisenpräparaten eigentümliche schwarze, im allgemeinen senkrecht gegen die Epitheloberfläche gerichtete Fasern auf, welche anscheinend zwischen den Zellkörpern gelagert waren. Ich hielt sie anfangs für Bindegewebsfasern, die aus der Kutis aufsteigend intraepithelial ihr Ende finden. Bei genauerer Untersuchung musste ich mich davon überzeugen, dass diese Fasern rippenartige Verdickungen sind, welche der Grenzschrift der untersten Epithelzellen in ähnlicher Weise eingelagert sind, wie die Langerhans'schen Netze den Leydig'schen Zellen. Ganz ähnliche Bildungen fanden sich bei späterem Nachsuchen auch beim Axolotl an der gleichen Stelle.

An den Leydig'schen Zellen der Tritonenlarve gelang es mir nicht, die Langerhans'schen Netze durch Eisenhämatoxylin zu tingieren. An Chromlackpräparaten konnte ich sie dagegen gut wahrnehmen. Sie zeigen hier einen ganz anderen Typus als beim Axolotl oder *Proteus*, da die Bälkchen nur sehr feine Fäden vorstellen, welche weite, ziemlich regelmässige, polygonale Maschen umschliessen.

Es sei mir gestattet, mit wenigen Worten auch noch der Funktion der Leydig'schen Zellen zu gedenken. Über diese ist bis jetzt nichts Sicheres bekannt geworden, und von den vielfach aufgestellten Hypothesen ist keine einzige ohne Bedenken. Längst widerlegt ist die älteste von Leydig und Langerhans angenommene Anschauung, wonach die Leydig'schen Zellen Vorläufer der Becherzellen seien, an die Oberfläche rücken und einen Ausführungsgang erhalten sollten. Von Pfitzner wurde ferner die Ansicht Peremeschkos, dass die Leydig'schen Zellen je nach äusseren Einwirkungen entstünden und wieder vergehen, als unhaltbar nachgewiesen. Pfitzner selbst wies darauf hin, dass sich die Leydig'schen Zellen nur bei wasserbewohnenden Tieren finden, und glaubt, dass sie ein schleimiges

Sekret für die Intercellularräume liefern. Dagegen macht Paulicki wohl mit Recht geltend, dass an einzelnen Körperstellen des Axolotl, an denen sich typische Intercellularräume finden, die Leydig'schen Zellen fehlen. Auch wäre, wie ich hinzufügen will, jenes hypothetisch angenommene schleimige Sekret mikroskopisch nicht nachweisbar.

Der offenbare Mangel einer eigentlich so zu nennenden sekretorischen Funktion<sup>1)</sup> und die Ähnlichkeit ihrer Granula mit denen der Hautgiftdrüsen lässt mich vermuten, dass die Leydig'schen Zellen vielleicht eine ähnliche biologische Funktion besitzen wie diese. Es wäre demnach möglich, dass diese Zellen giftige Stoffe enthalten, welche ihrem Träger einen passiven Schutz gewähren. Freilich können die Leydig'schen Zellen nicht irgendwie als Verteidigungsmittel oder gar als Angriffswaffe in aktiver Weise verwertet werden. Sollten sie aber auch nur auf die Magen- oder Darmschleimhaut irritierend einwirken, so würde doch ihre blosse Anwesenheit schon der gedachten biologischen Funktion entsprechen.

### 3. Die Intercellularräume des Darmepithels.

Wenden wir uns nach dieser Exkursion über die Leydig'schen Zellen wieder dem Hauptgegenstande unserer Untersuchung, den Intercellularstrukturen zu, so hatten wir bereits eine die Intercellularräume gegen die freie Oberfläche hin verschliessende Kittsubstanz für die Epidermis des Axolotl, des Proteus, der Triton- und der Salamanderlarve beschrieben. Es lag nun nahe, auch andere epitheliale Gewebe, in welchen Intercellularlücken nachweisbar sind, auf das Vorkommen jener spezifischen Kittsubstanz hin zu prüfen. Die Untersuchung wurde daher zunächst auf die Epithelien des Darmkanals der Amphibien und später auch der Säugetiere ausgedehnt.

<sup>1)</sup> D. h. diese Zellen scheiden nicht an ihrer Oberfläche irgend eine Flüssigkeit ab, welche die spezifischen Stoffwechsel-Produkte des Zellkörpers in gelöster Form enthält.

Intercellularräume im Darmepithel wurden von R. Heidenhain (Nr. 3) beschrieben. Dieser Autor sah an den Zotten des Hundedarms bei Schnitten, die parallel der Epitheloberfläche geführt waren, häufig Protoplasmabrücken, und zwar an denjenigen Zellen, welche unterhalb des Kernes getroffen wurden. In manchen Fällen schienen feinste Protoplasmabrücken auch die oberen Enden der Zellen zu verbinden. Auch auf senkrechten Durchschnitten sah R. Heidenhain, wie schon vor ihm Mall., unregelmässige die Intercellularräume überbrückende Fortsätze. Er nahm an, dass diese Lücken zwischen den Zellen wohl hauptsächlich durch Leukocyten ausgefüllt gewesen seien. Im übrigen glaubt R. Heidenhain zwischen den Epithelzellen eine geringe Menge von Kittsubstanz annehmen zu müssen, da nur so eine mechanische Dehnung der Zottenoberfläche möglich sei, ohne dass die Zellen auseinanderweichen. Diese supponierte Kittsubstanz erwies sich als durchgängig für Flüssigkeiten, denn nach Einbringung von Methylenblaulösungen in den Magen zeigten sich die Zellen des Darmepithels hier und dort von Farbstoffablagerungen bekränzt.

Das Vorhandensein von Intercellularbrücken wurde ferner von A. Nicolas (Nr. 15, pag. 7) am Darm vom Frosch konstatiert. Er sah an vielen Tangentialschnitten die Epithelien unterhalb des Kernes durch protoplasmatische Brücken in Zusammenhang stehen. Was die Existenz von Intercellularbrücken an den obern, nach dem Lumen hin gelegenen Teilen der Zellen anlangt, so glaubt Nicolas, dass sie vielleicht durch Koagulation einer intercellularen Flüssigkeit verdeckt würden; ebenso wie er das an Präparaten sah, welche an einzelnen Stellen schöne Intercellularbrücken, an anderen ein intercelluläres Gerinnsel zeigten (l. c. Tafel II, Fig. 13).

Andere Autoren, so Stöhr (Nr. 11) und Cloetta (Nr. 2), haben das Vorhandensein von echten Intercellularbrücken im Darmepithel geleugnet. Cloetta stützt sich dabei unter anderem

auf die Angabe R. Heidenhains, dass die beschriebenen Lücken von Leukocyten ausgefüllt waren. Auf diese Art entstehende Spalträume könne man nicht als wahre Intercellularräume ansehen. Cloetta erklärt ferner, dass man allerdings mitunter Bilder erhält, welche sich so ausnehmen, als seien Interellularbrücken vorhanden; diese Bilder kämen jedoch durch Schrumpfung des Zellkörpers und Retraktion desselben von der Zellmembran zustande.

Eine eigentlich so zu nennende Zellmembran existiert nun aber an diesem Orte nicht. Ich nehme indessen bezüglich der für die Darmepithelzellen so oft abgehandelten Membranfrage eine vermittelnde Stellung ein. Diese Zellen zeigen nämlich, wie schon oft bemerkt worden ist, eine sehr schön ausgesprochene Differenzierung des Protoplasmas in Filar- und Interfilarsubstanz; wo nun aber eine solche Scheidung vorhanden ist, da muss auch an der Zellenoberfläche eine zusammenhängende, protoplasmatische Grenzschiicht bestehen, welche die interfilaren Räumenach aussen hin abschliesst. Eine derartige oberflächliche Grenzschiicht ist auch an den Darmepithelzellen vorhanden, und sie lässt sich dort leicht in stärkerem Grade färben. So kann man diese feine, lückenlose Plasmaschiicht schliesslich als eine „Membran“ bezeichnen, doch nicht in dem Sinne, dass ihre Substanz different von der übrigen Zellsubstanz wäre. Eine ähnliche färbbare Grenzschiicht des Protoplasmas sieht man auch an Leukocyten, und trotzdem ist der Leukocyt gewiss membranlos zu nennen.

Ich habe nun den Nachweis der Interellularlücken und -Brücken am Darmepithel des Salamanders auf das Allersicherste erbringen können, und zwar an Präparaten, die mit Biondischer Lösung, mit Vanadium-Hämatoxylin oder mit Anilinblau gefärbt waren. Auch auf Querschnitten durch das Darmepithel von *Triton helveticus* konnte ich die Interellularbrücken in schönster Deutlichkeit wahrnehmen. Allein ich kann niemandem raten, Untersuchungen über diesen Gegenstand an-



zustellen, denn ob man dieser Dinge ansichtig wird oder nicht, das hängt lediglich vom Zufall ab. Für gewöhnlich sind die Darmepithelzellen platt und dicht aneinander geschlossen, und man sieht da nichts von intercellularen Lücken. Nur selten stösst man auf Präparate, in denen die Zellen, ohne sich im übrigen zu deformieren, um ein Geringes von einander gewichen sind. In diesen Fällen wende man sehr starke Protoplasma-färbemittel an, und man wird die intercellularen Brücken finden. Die intraepithelialen Spalträume werden dann rechts und links von der stärker färbbaren Grenzschicht des Protoplasmas benachbarter Zellen flankiert, und quer durch sie hindurch ziehen eine grosse Menge allerfeinster Protoplasmafädchen. Diese finden sich nicht nur an den unteren, sondern auch an den oberen Abschnitten der Zellen, soweit die Intercellularräume gegen die freie Oberfläche des Epithels hin verfolgt werden können.

Nachdem so die Existenz der intercellularen Spalten im Darmepithel erwiesen war, gelang es an Eisenhämatoxylinpräparaten leicht, auch deren vollständigen Abschluss gegen das Darmlumen hin festzustellen. An genau senkrecht zur Oberfläche des Epithels getroffenen und im übrigen der Beobachtung günstigen Stellen sieht man nämlich immer dort, wo je zwei benachbarte Zellenköpfe mit ihren seitlichen Rändern zusammenstossen, bzw. wo der zwischenliegende Intercellularraum das Lumen erreicht, ein feines schwarz gefärbtes Pünktchen oder Knötchen, welches die einzig mögliche Kommunikation zwischen Intercellularraum und Darmlumen verlegt. Diese sehr unscheinbaren Bildungen liegen genau in der Höhe der bekannten knötchenartig verdickten Basaltheile der Darmstäbchen. Gegenüber diesen letzteren fallen die in Rede stehenden intercellularen Knötchen durch einen etwas grösseren Umfang auf. Ein ganz entsprechendes Bild finde ich bei R. Heidenhain (Nr. 3, Taf. I, Fig. 4), doch spricht sich der Autor über die



Bedeutung dieser Dinge nicht weiter aus<sup>1)</sup>. An unseren Eisen-hämatoxylinpräparaten konnten wir uns leicht darüber belehren, dass die gedachten intercellularen Pünktchen oder Knötchen auch hier, gerade so wie wir es oben für die Epidermis der Amphibien beschrieben haben, nichts anderes vorstellen als die Durchschnitte oberflächlich gelegener Kittstreifen. Wird das Epithel von der freien Fläche her betrachtet, so zeigt sich, dass die Zellen, und zwar Cylinderzellen und Becherzellen in gleicher Weise, mit ihren Köpfen in ein Netz feiner schwarzer Linien eingeschlossen sind, welche sich ihrer Lage nach bei der Projektion auf die Ebene mit den unterliegenden Zellengrenzen decken. Über dieses Netz von Kittstreifen wölben sich die Pfröpfe der Schleimzellen hier und da bis zu einiger Höhe empor.

An mehreren von Herrn Dr. M. Heidenhain vor Jahren angefertigten und mir zur Verfügung gestellten Präparaten vom Darm des Salamanders zeigen die Kittstreifen eine eigentümliche wellige oder fein gezackte Form und sind hier und da in zwei einander parallel verlaufende, gleich dicke Fäden gespalten. Herr Dr. Heidenhain hat diesen Befund schon anderenorts geschildert (Nr. 4 pag. 119) und hervorgehoben, dass die sich schwärzenden Streifen in der Höhe der Basalstücke der Darmstäbchen liegen. Über die physiologische Natur derselben fällt er kein bestimmtes Urteil, spricht jedoch von der Möglichkeit, dass hier die Färbung einer spezifischen Kittsubstanz vorliegt. Diese Vermutung findet ihre völlige Bestätigung in meinen Untersuchungen. Ich denke übrigens nicht fehl zu gehen, wenn ich die hier und da vorkommende Spaltung der Kittstreifen als Artefakt, bedingt durch Schrumpfung und räumliche Trennung der Nachbarzellen ansehe.

<sup>1)</sup> Ein sehr ähnliches histologisches Bild, vom Epithel des Centralkanales des Rückenmarks stammend, finde ich bei Prenant (Internat. Monatsschrift für Anat. u. Phys. Bd. XI., Taf. XIV., Fig. 5). Vgl. darüber auch v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems etc. 2. Aufl., pag. 221.

Im Anschluss an den Darm des erwachsenen Salamanders wurde auch der der Larve untersucht. Intercellularräume liessen sich hier nicht nachweisen, wohl aber Kittstreifen, die in ihrer Anordnung und Form keine Abweichungen von denen des erwachsenen Tieres darboten. Auch die Darmepithelien einiger anderen Amphibien, auf die meine Untersuchungen sich ausdehnten, wiesen an ihrer Oberfläche typische „Kittnetze“ auf. So konnte ich sie beim *Proteus*, bei *Triton helveticus* und bei der Larve von *Triton taeniatus* wieder auffinden. Die intercellularen Spalträume freilich konnte ich nur noch bei *Triton helveticus* wahrnehmen; indessen war die Anzahl der durchgesehenen Präparate auch eine im ganzen geringe.

#### 4. Kittstreifen an Epithelien, bei denen intercellulare Spalträume bisher nicht nachgewiesen wurden.

Nachdem so für die mit Intercellularräumen versehenen Epithelien der Oberhaut und des Darmes ein Verschluss dieser Lücken durch die oberflächlich gelegenen Kittstreifen nachgewiesen war, habe ich auch noch eine Reihe anderer Epithelien, bei denen bisher Intercellularräume nicht aufgefunden wurden, daraufhin untersucht, ob auch bei ihnen jene spezifisch färbbaren Kittstreifen nachweisbar seien.

Eines dieser Objekte war die Magenschleimhaut der Larve von *Salamandra maculosa* (Fig. 5). Hier sind an den zum Oberflächenepithel gehörigen Zellen bekanntlich zwei Teile unterscheidbar: ein unterer protoplasmatischer Abschnitt beherbergt den Kern, ein oberer schleimiger Teil grenzt sich gegen den unteren in einer häufig gewölbten Fläche ab und quillt bald mehr, bald weniger weit gegen das Lumen des Magens vor. In der Höhe nun, bis zu welcher nach dem Magenlumen hin die Zellgrenzen deutlich verfolgbar sind, sehen wir zwischen je zwei Zellen an den Eisenhämatoxylinpräparaten wieder die charakteristischen optischen Querschnitte der Kittstreifen in Gestalt feiner schwarzer

Pünktchen. Der Schleimpfropf der Zelle überragt das Kittnetz in ähnlicher Weise, wie wir das oben schon für die Becherzellen des Salamanderdarmes hervorgehoben haben. Dass die erwähnten Punkte wirklichen Kittstreifen entsprechen, das zeigen in unzweideutiger Weise Stellen des Präparates, an denen die Schleimhautoberfläche von der Innenseite her sichtbar ist. An eben denselben Schnitten zeigen sich auch die Epithelzellen der Magendrüsen an ihrer dem Lumen zugewendeten Fläche durch feine Kittstreifen mit einander verlötet.

Vergleichsweise habe ich dann den Magen der Katze auf Schnitten untersucht, die entweder mit Eisenhämatoxylin oder mit Biondi'scher Lösung gefärbt waren. Betrachtet man an solchen Präparaten das Oberflächenepithel im Tangentialschnitt, so sieht man die Zellen umsäumt von einem Netz feiner Kittstreifen (Fig. 6). Diese entsprechen in ihrer Anordnung ziemlich genau den unterliegenden Zellgrenzen; letztere sind sehr leicht kenntlich, da an ihnen das Protoplasma zu einer etwas stärker färbbaren Lage zusammengedrängt ist.

Vom Oberflächenepithel des Magens her setzen sich die Kittstreifen in ungemein deutlicher Weise auch auf das Epithel der Magengruben (Fig. 7) und in die Drüsen hinein fort.

Ich bin ferner bei den Amphibien noch an mehreren anderen epithelialen Geweben auf eben diese durch Eisenhämatoxylin stark färbbaren Kittstreifen gestossen. So zeigen in der Niere des *Proteus* sämtliche, die Harnkanälchen auskleidenden Epithelien an ihrer freien Oberfläche die beschriebenen Kittstreifen; in ähnlicher Weise sieht man sie an den Epithelien der grösseren Gallengänge desselben Tieres, während im Leberparenchym selbst nichts dergleichen vorzukommen scheint. Dagegen konnte ich die Kittstreifen wiederum auffinden in der *Glandula abdominalis* von *Triton alpestris*.

### 5. Endothelien.

So vielfach demnach der Nachweis oberflächlich zwischen den Zellen liegender Kittstreifen an den Epithelien geführt werden konnte, so wenig gelang es an den sogenannten Endothelien mittelst Eisenhämatoxylin oder einer Protoplasmafarbe eine derartige Kittsubstanz zu färben.

Selbst an Präparaten, an denen die Epithel-Kittnetze in ausgezeichneter Weise sichtbar waren, zeigte sich an den Gefäß-Endothelien niemals eine different färbbare Zwischensubstanz. Auch an den Bauchfell-Endothelien (-Epithelien) liess sich nichts davon darstellen.

Sollte sich diese Differenz bei weiteren Untersuchungen endothelartiger und epithelartiger Gewebe als konstant erweisen, so wäre damit ein recht brauchbares Unterscheidungsmittel beider Gewebsarten gegeben. Meine eigenen Beobachtungen sind aber keineswegs umfassend genug, um eine solche Differenz zu beweisen.

Jedenfalls aber geht aus dem geschilderten Verhalten mit Sicherheit hervor, dass man es bei dieser mit Eisenhämatoxylin darstellbaren Kittsubstanz mit etwas ganz anderem zu thun hat, als mit den durch Reduktion von Silbernitrat erzeugten schwarzen Niederschlägen an den Zellgrenzen. Denn die Silberreduktion bringt vor allem die Zellengrenzen der Endothelien zur Erscheinung, und wenn sie auch Epithelzellen mit einem Netz schwarzer Linien umsäumt, so beschränkt sich diese Schwarzfärbung doch nicht wie in unserem Falle auf die Oberfläche, sondern dringt in die Tiefe des Epithels ein, wie man z. B. leicht am vorderen Korneaepithel bei der Silberbehandlung sehen kann. Wenn man nun mit vielen neueren Autoren annimmt, dass die Interzellularräume in der Tiefe der Epithelien nicht von einer besonderen Kittsubstanz, sondern nur von einer dem Lymphgefäßsystem entstammenden, zur Ernährung der Zellen dienenden Flüssigkeit erfüllt sind, so folgt schon hier-



aus, dass bei der Silberreduktion entweder die peripherischen Grenzschichten des Zellenprotoplasmas gefärbt werden oder dass es sich um einen Niederschlag von fein verteiltem Silber zwischen den Zellen handelt. Weitere Untersuchungen sind noch zur Klärung dieser Frage erforderlich.<sup>1)</sup> Auf alle Fälle kann man von der Silberreduktion nicht sagen, dass durch sie eine spezifische Materie in spezifischer Weise imprägniert werde, während in der Eisenhämatoxylinfärbung ein Mittel gegeben ist, eine ganz bestimmte Materie färberisch darzustellen, welche unter der Form der beschriebenen Kittstreifen in durchaus charakteristischer Lagerung sich zwischen den Zellen ausbreitet.

Zum Schlusse will ich noch ganz kurz auf  
die physiologische Bedeutung  
der beschriebenen Kittnetze zu sprechen kommen. Es ist klar, dass ihr Vorhandensein an der Epidermis der Amphibien keineswegs den oben erwähnten von Pfitzner an der lebenden Salamanderlarve gemachten Beobachtungen über das Austreten feiner Tröpfchen aus den Intercellularräumen widerspricht. Denn eine so dünne Membran wird wohl den Prozessen der Diffusion keinen besonderen Widerstand entgegensetzen. Andererseits aber wird sie wohl imstande sein, das Eindringen geformter Teile, besonders der Mikroorganismen zu verhindern. Hierin sehe ich die hauptsächliche Bedeutung der „Kittstreifen“, und ihre durchaus oberflächliche Lagerung wird uns bei einer solchen Auffassung verständlich. Das rein mechanische Moment der Verklebung oder Vereinigung benachbarter Zellen möchte ich mehr in den Hintergrund stellen; bei der Epidermis z. B. werden die Zellen schon durch die Interellularbrücken in sehr solider Weise unter einander vereinigt, und um der mechanischen Festigkeit willen

<sup>1)</sup> Vergleiche auch die Zusammenstellung bei Werner, pag. 38 ff.



bedürfte es nicht mehr der „Kittstreifen“. Zur Begründung meines Urteils ziehe ich besonders auch die Verhältnisse des Darmepithels in Rechnung. Denn da im Darminhalt jederzeit ungeheure Mengen von Mikroorganismen vorhanden sind, so wird hier die biologische Funktion der Kittstreifen als fester Grenzwälle gegenüber der Invasion pathogener Mikroben ohne weiteres einleuchtend sein.

Nach meiner Auffassungsweise ist mithin die Gegenwart der Kittstreifen an solchen epithelialen Geweben leicht erklärlich, bei denen Interzellularräume bestehen, welche, wie ich eben annehme, eines Schutzes gegen die freie Oberfläche hin bedürfen. Nun kommen aber typische Kittstreifen nach meinen Beobachtungen auch an Epithelien vor, welche nach unseren bisherigen Erfahrungen der intercellularen Spalträume entbehren. In diesem Falle könnte man eventuell einen Rückschluss auf das thatsächliche Vorhandensein von Interzellularlücken machen. Indessen bedürfen wir einer solchen Hypothese nicht, wenn wir in Erwägung ziehen, dass die an der Epitheloberfläche sich hinziehenden Zellengrenzen doch wohl in jedem Falle Orte einer geringeren vitalen Widerstandsfähigkeit sind, und demnach können die Kittstreifen auch an eben diesen Stellen immer wieder nur als besondere, physiologisch zweckmässige Schutz- und Abwehrvorrichtungen angesehen werden.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen, soweit sie die Interzellularräume und Kittstreifen betreffen, kann ich kurz wie folgt zusammenfassen:

1. Im Anschluss an andere Autoren spreche ich mich dahin aus, dass die Interzellularräume in der Epidermis der Amphibien Lymphräume sind und keine besondere Kittsubstanz enthalten. Diese Lymphräume sind gegen die freie Oberfläche hin durch sehr feine Streifen einer besonderen Kittsubstanz verschlossen. Diese gehört ausschliesslich der

äussersten Grenzschicht der Epidermis an und verbindet die aneinander stossenden Teile benachbarter Zellen in lückenlosen Nähten.

2. Die Epithelzellen des Darmes sind, wenigstens bei den Amphibien, einerseits durch feine intercellulare Spalträume von einander getrennt, andererseits stehen sie durch Protoplasmabrücken in unmittelbarem Zusammenhange. Diese Intercellularräume sind gleichfalls nach aussen hin durch ein zusammenhängendes Netz von Kittstreifen verschlossen.

3. Auch einzelne nach den bisherigen Erfahrungen der Intercellularräume entbehrende Epithelien zeigen an ihrer Oberfläche ein typisches Netz intercellularer Kittstreifen.

4. An „Endothelien“ konnte ein Kittstreifennetz nicht dargestellt werden.

5. Die nach dem M. Heidenhain'schen Verfahren durch Eisenhämatoxylin in intensiv schwarzer Farbe darstellbaren Kittstreifen sind ihrer Art nach nicht identisch mit den schwarzen Umränderungen, die man durch Silberreduktion erhält.

## Litteratur.

1. Carrière, Die postembryonale Entwicklung des *Siredon pisciformis*. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXIV.
2. Cloetta, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie des Vogeldarmes. Ebenda Bd. XXXXI.
3. Heidenhain, Rudolf, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Archiv für die gesamte Physiologie. Bd. XXXXIII. Supplementheft.
4. Heidenhain, Martin, Über Kern und Protoplasma. Leipzig 1892. Bei Wilhelm Engelmann.
5. Derselbe, Neue Untersuchungen über die Centrakörper etc. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXXXIII.
6. von Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. Bd. I.
7. Langerhans, Über die Haut der Larve von *Salamandra maculata*. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. IX.
8. Nicoglou, Über die Hautdrüsen der Amphibien. Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie. Bd. LVI.
9. Paulicki, Über die Haut des Axolotls. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXIV.
10. Pfitzner, Die Epidermis der Amphibien. Morpholog. Jahrbuch. Bd. VI.
11. Stöhr, Über das Darmepithel. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1892.
12. Werner, Zur Histologie der glatten Muskulatur. Dissert. Jurjew. 1894.
13. Klecki, Experimentelle Untersuchungen über die Zellbrücken in der Darmmuskulatur der Raubtiere. Dissert. Dorpat. 1891.
14. Prenant, Critériums histologiques pour la détermination de la partie persistante du canal épendymaire primitif. Internationale Monatsschrift für Anat. u. Physiol. Band XI.
15. Nicolas, Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle. Internat. Monatsschrift für Anat. und Physiol. Band VIII.

## Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Flächenschnitt durch die oberste Lage der Epidermis des Axolotl. Sublimat. Eisenhämatoxylin. Zeiss, Apochrom. 4 mm; Komp. Okular Nr. 4. Projektion auf den Arbeitstisch.

Fig. 2. Querschnitt der zwei obersten Zellschichten der Epidermis des Axolotl, Behandlung wie vorher. Differenzierung mit Chromsäure. Leitz, Immers.  $\frac{1}{12}$ ; Okular I. Projektion auf den Objektisch. Kittstreifen im Querschnitt.

Fig. 3. Leydig'sche Zellen vom Axolotl. Behandlung wie bei Fig. 1. Vergrößerung wie bei Fig. 2.

Fig. 4. Tangentialschnitt durch das Epithel des Salamanderdarmes. Sublimat. Eisenhämatoxylin. Vergrößerung wie bei Fig. 2. Die schwarzen Linien sind Kittstreifen. Wo die Zellen im Querschnitt getroffen sind, stellen sich die Zellgrenzen in schwach grauer Farbe dar.

Fig. 5. Senkrechter Durchschnitt durch das Oberflächenepithel des Magens der Salamanderlarve. Sublimat. Eisenhämatoxylin. Vergrößerung: Zeiss, Apochrom. 4 mm; Komp. Okular Nr. 8. Projektion auf den Objektisch.

Fig. 6. Tangentialschnitt des Oberflächenepithels vom Magen der Katze. Behandlung wie vorher. Leitz, Immersion  $\frac{1}{12}$ ; Okular I Projektion auf den Arbeitstisch.

Fig. 7. Schiefschnitt durch ein Magengrübchen von der Katze Behandlung und Vergrößerung wie Fig. 6.

---





AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU MARBURG.

---

DER  
PUERPERALE UTERUS DER HÜNDIN.

VON

PROF. DR. H. STRAHL,

MARBURG.

---

*Mit 35 Figuren auf Tafel XXIII/XXX.*



In den folgenden Auseinandersetzungen soll der Versuch gemacht werden, die Veränderungen, welche an der Uterinschleimhaut der Hündin in der dem Wurf folgenden Zeit vor sich gehen, in ihrem ganzen Verlaufe von der Zeit direkt post partum bis zur vollkommenen Rückbildung derselben darzustellen.

Es ist auffällig und schon an anderer Stelle bemerkt, dass die neuere vergleichend-anatomische Litteratur an Arbeiten über die Veränderungen des Uterus post partum ganz ausserordentlich arm ist; während wir über die vergleichende Anatomie der Placenta neuerdings eine Reihe von zum Teil sehr umfangreichen und sorgfältigen Abhandlungen zu verzeichnen haben, sind Mitteilungen über die Umwandlungen der Gebärmutter in der Zeit nach der Geburt nur in ganz geringer Zahl vorhanden. Es mag dies neben anderem seinen Grund darin haben, dass allerdings bei einer Reihe von Tieren diese Veränderungen verhältnismässig geringfügig sind; dass dies aber keineswegs allgemein giltig ist, werden unsere Mitteilungen lehren.

Wenn man von einigen gelegentlichen Bemerkungen absieht, so würde aus der neueren Litteratur über unseren Gegenstand zu nennen sein eine Angabe von Duval (4), der für Nageruteri den Nachweis bringen zu können glaubte, dass der Epitheldefekt, der sich nach Ablösung der Placenta an der Innenfläche der Uteruswand findet, durch Veränderung von Binde-

gewebszellen gedeckt würde; in den Besonderheiten der Entwicklung des Urogenitalsystems suchte er nach einer Erklärung dieser neuen eigenartigen Anschauung. Bei der Bedeutung der Duvalschen Arbeiten über die Placenta, die ich als Arbeiter auf dem gleichen Gebiet besonders zu schätzen weiss, erschien es mir wünschenswert, mir durch eigene Beobachtungen ein Urteil auch über diesen Teil der Duvalschen Untersuchungen zu verschaffen, zumal da ich bereits seit längerer Zeit dem gleichen Gegenstand bei Raubtieren Aufmerksamkeit schenkte. Meine Ergebnisse haben mich aber für die Nager zu anderen Schlüssen geführt, als Duval; nach meiner Annahme (12) entsteht hier das neue Epithel vollkommen auf Kosten des alten. Zu den gleichen Resultaten ist denn auch Kiersnowski (7) gekommen, der ganz neuerdings sich ebenfalls mit demselben Objekt beschäftigt hat, und der meine Mitteilungen vollkommen bestätigt.

Um nun zu erfahren, wie die entsprechenden Rückbildungsvorgänge bei anderen Tieren ablaufen, habe ich dann meine schon vor einigen Jahren begonnenen Untersuchungen über die Rückbildung des Uterus der Hündin an neuem Material fortzusetzen beschlossen und habe über die Ergebnisse derselben im anatomischen Anzeiger (13) kurz berichtet.

Nach Veröffentlichung derselben erschien dann die eben genannte unabhängig von der meinen begonnene Arbeit über den Uterus post partum von Kiersnowski; dieser hat zwar eine ganze Reihe von Säugern bearbeitet, aber er hat sich wesentlich mit der Ergänzung des Epithels beschäftigt und seine Beobachtungen nur auf die erste Woche nach dem Wurf ausgedehnt, während ich selbst mich auch eingehend mit den Veränderungen beschäftigt habe, die in dem Bindegewebe der Schleimhaut ablaufen; ferner habe ich die Zeit der Untersuchung bei der Hündin ausgedehnt bis weit über ein Vierteljahr nach dem Wurf, bis zum Eintritt der neuen Brunst, um so einen Überblick über den Ablauf einer ganzen Geschlechtsperiode zu bekommen.

Im übrigen ist die Arbeit von Kiersnowski unter den aufgezählten bis dahin die ausführlichste. Ich lasse am besten die wesentlichen Ergebnisse derselben hier folgen, wie sie der Autor selbst am Schlusse seiner Abhandlung zusammenstellt:

1. Weder bei den Nagern noch den Raubtieren findet die Bildung einer Decidua vera statt; bei Meerschweinchen, Kaninchen, Hunden und Katzen ist die Schleimhaut des Uterus post partum teils mit glatten, teils mit kubischen oder cylinderförmigen Zellen einschichtigen Epithels bedeckt, welches nur auf der Placentarstelle fehlt, während an anderen Stellen nur Defekte von ganz unbedeutender Ausdehnung vorkommen.
2. In diesem Epithel lassen sich als regressive Prozesse folgende Veränderungen beobachten: Zerfall einzelner Zellen und ganzer Zellgebiete, Auftreten von Riesenzellen, stäbchenförmige Bildungen zwischen den Cylinderzellen, Ortsveränderung der Zellkerne von unten nach oben, ein Schwund der Wimperhaare, Auflockerung des Zellverbandes und Auswanderung von Leukocyten in ungewöhnlich reichlicher Menge.
3. Die Regenerationsprozesse erfolgen von seiten der restierenden Elemente des Epithels der Schleimhautoberfläche oder des Drüsenepithels und bestehen:
  - a) in einem Vorschieben der Zellen über die Oberfläche des Defektes (Strahl), wobei sich die Zellen ausbreiten und eine platte Gestalt annehmen;
  - b) in der Regeneration im engeren Sinne durch Vermehrung der Epithelzellen auf mitotischen Wege (Strahl), hauptsächlich in der Umgebung des Defektes. Die ersten Mitosen beobachtete ich bei Kaninchen 16, bei Meerschweinchen 18 Stunden post partum, am häufigsten bei



Meerschweinchen, Kaninchen und Katzen am 2. oder 3. Tage; bei Hunden waren typische Mitosen selbst am 7. Tage post partum nicht nachzuweisen.“

Ausser den eben erwähnten Arbeiten sind mir, soweit es sich um Tieruteri handelt, nur gelegentliche Notizen (vergl. z. B. 5 pag. 70) bekannt. Auf die vorliegenden Untersuchungen über die Veränderungen der menschlichen Uterusschleimhaut nach der Geburt genauer einzugehen, liegt für jetzt ausserhalb des Planes meiner Arbeit.

Da mir bei meinen ersten Beobachtungen bereits auffiel, dass die Veränderungen an der Uteruswand nach dem Wurf bei der Hündin sehr viel ausgiebigere sind, als bei den mir bis dahin bekannten Nagern, so habe ich, um einen ausreichenden Einblick in dieselben zu gewinnen, besonderen Wert auf die Untersuchung eines möglichst vollkommenen Materiales gelegt; dessen Beschaffung hat immerhin einige Zeit erfordert. Ich habe doch schliesslich Gelegenheit gehabt, mehr als 30 Hündinnen auf den fraglichen Punkt untersuchen und mir dadurch eine Übersicht über die Umwandlungen der Uterusschleimhaut von der Zeit direkt nach dem Wurf bis zum Einsetzen der neuen Brunst verschaffen können.

Man erhält eine solche übrigens nur, wenn man gleichzeitig sowohl Flächenbilder des frischen Objektes als die nach den üblichen Methoden hergestellten Schnittpräparate vergleicht; namentlich auf das Studium frischen Materiales mit Lupe und Mikroskop möchte ich besonderen Wert zu legen empfehlen, da dasselbe nach den verschiedensten Richtungen hin Aufschlüsse gewährt, welche das konservierte Objekt nicht zu geben vermag; namentlich für die erste Zeit nach dem Wurf ist dieselbe durchaus notwendig.

Für die Konservierung der Präparate sind die verschiedensten bekannten Methoden mit ihren Vorzügen und Nachteilen

verwendet, ohne dass eine derselben als besonders vorteilhaft hervorgehoben werden könnte.

In Berücksichtigung des Umstandes, dass die über unser Untersuchungsobjekt vorliegende Litteratur noch eine so spärliche ist und in dem Wunsche, dem Leser eine möglichst vollkommene Übersicht über das verarbeitete Material zu geben, erschien es mir besonders notwendig, die Zahl der Abbildungen nicht zu sehr zu beschränken; ich hoffe, dass namentlich die grössere Zahl der Lupenbilder für einen Vergleich der verschiedenen Rückbildungszustände untereinander besonders dienlich sein wird.

### **Die reife Placenta und der Ablösungsvorgang.**

Es wird für das Verständnis der nachfolgenden Schilderung von wesentlichem Vorteil sein, wenn wir derselben eine kurze Übersicht über den Bau der Placenta am Ende der Tragzeit vorausschicken; es lassen sich, wenn man denselben als bekannt annehmen darf, die einzelnen Teile der Uteruswand speziell an der Placentarstelle nach dem Wurf viel leichter auf ihre Herkunft bestimmen. Es mag daher der Placentarbau kurz an der Hand der Figur 1 erläutert werden. Dieselbe ist in schematischer Darstellung nach einem Durchschnittspräparat in zweifacher Vergrößerung gezeichnet und enthält den Querschnitt der gürtelförmigen Placenta selbst sowie den jederseits angrenzenden Abschnitt der Wand der Eikammer (Kammerteil k).

Die schwarzen und grauen Linien geben die fötalen Teile, die braunen die mütterlichen wieder; doch soll in der Schicht c durch die Farbenverteilung nur angegeben werden, dass hier mütterliche und fötale Abschnitte neben einander vorkommen und sollen nicht die Lagebeziehungen der beiden ausgedrückt sein. Der grüne Farbenton bezeichnet die Ausdehnung der als

„grüner Saum“ bekannten randständigen resp. subplacentaren Blutextravasate der Placenta.

Die Placenta selbst setzt sich zusammen aus einer von mir sogenannten kompakten Schicht (c), welche Duval in seinen Arbeiten über Raubtierplacenta neuerdings als das Placentarlabyrinth bezeichnet. An diese schliesst sich nach unten die spongiöse (sp); sie besteht aus den stark erweiterten mittleren Teilen der Uterindrüsen (braun), in welche die Spitzen der Zotten (Primärzotten, grau) hineinhängen. Die Septen zwischen diesen Räumen sind von Wichtigkeit, denn in ihnen laufen die Uteringefässe in die kompakte Schicht und in ihnen geht post partum die Ablösung der Placenta von der Uteruswand vor sich.

Unterhalb der spongiösen Schicht liegen die Enden der Uterindrüsen, in ihrer Gesamtheit als tiefe Drüsenschicht (TD) zusammengefasst. Zwischen diesen und den spongiösen Räumen findet sich eine Lage dichteren Bindegewebes, die post partum eine besondere Rolle spielt. Sie ist in der Figur durch einen dunkleren Sepiaton hervorgehoben und soll weiterhin als Drüsendeckschicht (Dd) bezeichnet werden. Sie kann, wie die linke Seite der Zeichnung lehrt, sich in Gestalt von langen Fortsätzen bis unter den grünen Saum vorschieben.

Den Abschluss der Figur nach unten bilden die beiden Muskellagen. Zum Verständnis der übrigen Teile sei bemerkt, dass U.D. die Uterindrüsen des Kammerteiles, die braune Linie U.E. das Epithel der Uterinschleimhaut, die stärkere schwarze Linie Ch.E. das Chorionepithel, die feinere All.B. das Allantoisbindegewebe bezeichnet.

Bei dem Werfen geht nun nach Ausstossung der Jungen die Loslösung des Eisackes und der Placenta so vor sich, wie es in Figur 2 schematisch dargestellt ist. Im Kammerteil trennt sich das Ektoderm des Allantochorion von dem gegenüberliegenden Epithel der Uterinschleimhaut. Dies vollzieht sich offenbar

verhältnismässig leicht, da beide einander fast durchgängig nur locker anliegen. Nur an einzelnen Stellen des Eisackes kommt es, wie ich neuerdings beobachtete, auch zu festerer Vereinigung des Allantochorion mit dem Uterusepithel; es sind dies Stellen, die ich als Kammerteil-Zotten bezeichne und über die ich das Genauere unten in der Anmerkung pag. 383 zu vergleichen bitte.

Die Verbindung des Allantochorion mit dem Uterusepithel ist jedenfalls trotz dieser Einrichtungen so wenig fest, dass die Kontraktion des entleerten Uterus ausreicht, um dieselbe leicht zu lösen.

Die Abtrennung der Placenta geschieht so, dass die Wandungen der spongiösen Drüsenräume (sp) durchreissen. Die obere Hälfte des mit Uterusepithel ausgekleideten Raumes wird mit der Placenta ausgestossen, die untere Hälfte bleibt zurück. Ich habe in dem Schema 2 die durchrissenen Enden der Drüsenwände als kurze Zapfen einander gegenübergestellt. Nach Durchtrennung derselben kann nun das, was in Figur 2 über dem breiten Spalt gezeichnet ist — Placenta und Eihäute — nach aussen entleert werden. Es bleibt zurück, was unterhalb des Spaltes liegt: zu den Seiten der Kammerteil, Schleimhaut mit Uterindrüsen und einem vollkommenen Epithelüberzug. In der Mitte unterhalb der Placenta die Böden der spongiösen Drüsenräume und die tieferen Abschnitte von deren durchrissenen Seitenwänden. Die letzteren Stellen sind deshalb besonders bemerkenswert, weil sie die einzigen wären, welche zunächst epithelfrei sind. Unter dem Epithel der spongiösen Räume liegt das Bindegewebe der Drüsendeckschicht (Dd), unter dieser die tiefe Drüsenschicht (TD).

Die nach Ausstossung von Fötus und Eihüllen zurückbleibende Uteruswand verändert nun alsbald unter dem Einfluss der Kontraktion der Uterusmuskulatur ihre Form sehr erheblich, und diese Formveränderung, welche für das Ver-



ständnis der übrigen Figuren von ausschlaggebender Bedeutung ist, giebt das Schema Figur 3 wieder.

Die beiden Muskellagen M und M' haben sich sehr stark zusammengezogen und legen sich in Falten, welche aber auf der längsdurchschnittenen äusseren Lage M' in der als Längsschnitt gedachten Figur nicht hervortreten; um so deutlicher an der inneren Ringmuskulatur M. Diese erscheint in starke, dicke Bündel aufgelöst, welche miteinander eine Wellenlinie bilden und, sich weit von der äusseren Längsmuskelschicht entfernend, durch ein lockeres Bindegewebe mit derselben verbunden sind.

Durch die starke Kontraktion der Muskulatur ist denn auch eine erhebliche Faltung der Schleimhaut bedingt. Dieselbe springt seitlich im Kammerteil in Gestalt breiter Platten in die Höhe, während die Drüsendeckschicht sich im Längsschnitt meist als ein ziemlich massiger Wulst präsentiert. Die gesamte Schleimhaut ist, wie die Figur lehrt, von einem zusammenhängenden Epithel überzogen, dass nur an den durchrissenen Drüsensepten unterbrochen ist. Letztere können übrigens sich so in die Drüsendeckschicht zurückziehen, dass man vergeblich nach ihnen sucht.

Der Vorgang der Ablösung, wie ich denselben eben beschrieben habe, ist demnach ganz ähnlich dem, was Langhaus (9) schon vor längerer Zeit für die menschliche Placenta und die Eihäute geschildert hat. Auch hier geht nach ihm die Trennung in den Wänden erweiterter Uterindrüsen vor sich und auch hier bleibt nach Loslösung der auszustossenden Teile vorerst eine Epithelfläche zurück.

Es sei das hier ganz kurz erwähnt, doch füge ich gleich hinzu, dass ich, wie oben gesagt, im übrigen auf einen Vergleich der Erscheinungen, welche hier beschrieben werden sollen, mit dem, was von dem Bau des puerperalen menschlichen Uterus bekannt ist, in der weiteren Darstellung vorläufig nicht



einzugehen beabsichtige; Interessenten verweise ich auf die bekannten und im Archiv für Gynäkologie Bd. XI u. XII leicht zugänglichen Arbeiten von Leopold.

Es mögen jetzt zunächst die Durchschnittspräparate aus den verschiedenen Zeiten nach dem Wurf an der Hand der Figuren erläutert werden. Ich bemerke dazu, dass die Veränderungen in der ersten Zeit post partum die augenfälligsten sind und dass deshalb diese Stadien etwas eingehender behandelt sind; es wird zuerst der Uterus unmittelbar nach dem Wurf beschrieben, dann folgen die Veränderungen der ersten Tage und Wochen. Von der späteren Zeit können die Umwandlungen längerer Zeitabschnitte zusammengefasst werden, den Abschluss bildet die Schilderung des Einsetzens der neuen Brunst.

Ich glaube, dass ein derartiger Gang der Darstellung, wie er unten eingehalten ist, sich am ehesten eignet um eine Übersicht über den ganzen Ablauf der Rückbildung zu geben. Es sei aber hier gleich bemerkt — wir kommen im folgenden noch mehrfach darauf zurück — dass die Einteilung in die einzelnen Stadien, wie wir sie unten geben, bis zu einem gewissen Grade künstlich ist, da die individuellen Schwankungen ganz ausserordentlich erhebliche sind; ja, man findet nicht nur verschiedene Bilder, wenn man die Uteri zweier Hündinnen aus derselben Zeit nach dem Wurf mit einander vergleicht, sondern auch die einzelnen Placentarstellen desselben Uterus zeigen bisweilen nicht ganz unbeträchtliche Abweichungen von einander. Auch aus diesem Grunde ist es wünschenswert, die Schilderung auf ein etwas reichlicheres Material zu stützen; nur so kann man mit einiger Sicherheit Typisches von Zufälligem unterscheiden.

### Der erste Tag nach dem Wurf.

Ich habe mehrfach Gelegenheit genommen, die Uteri von Hündinnen unmittelbar nach dem Wurf, hier und da auch während desselben zu untersuchen.

Der Uterus stellt direkt post partum einen weiten, schlaffen Sack dar, an dem man äusserlich die Placentarstellen als immerhin nicht ganz schmale Ringbänder erkennen kann, die zumeist ein wenig eingezogen sind. Auch wenn man ein Uterushorn durch einen Längsschnitt eröffnet und ein Stück aus der Uteruswand herausnimmt, so erhält sich trotz der dann sehr starken Kontraktion der Uterusmuskulatur die Furche doch. Figur 5 giebt ein Stück einer solchen Uteruswand von der Aussenseite wieder, die Placentarstelle ist durch eine breite Furche an der Oberfläche markiert.

Auch durch die Verteilung der Blutgefässe pflegt sich die Placentarstelle von aussen kenntlich zu machen; eine Anzahl stärkerer Stämme, die ehemals die Placenta versorgten, treten zu derselben hin.

Bemerkenswert erscheint das Breitenverhältnis der Placentarstelle von aussen und innen der Uteruswand gesehen. Der Unterschied ergibt sich aus einem Vergleich der Figuren 4 u. 5, die beide nach demselben Objekt in natürlicher Grösse gezeichnet sind.

Eröffnet man den Uterus durch einen Längsschnitt, so erscheint er von einer dunkelgrünen zähen Schmiere erfüllt, in welcher vielfach Blutcoagula vorkommen können, die allerdings in anderen Fällen wieder fehlen. Spült man den Schleim vorsichtig mit Kochsalzlösung ab, so erscheint die ganz ungemein geschwellte, ödematöse Schleimhaut. Dieselbe ist an der Oberfläche stark in Falten gelegt und gelb gefärbt (Fig. 4, K. Die Figur stellt ein herausgeschnittenes Stück der Uteruswand mit einem Teil der Placentarstelle, nach frischem Objekt in natür-

licher Grösse gezeichnet, dar); die Färbung rührt, wie die frische Untersuchung und die Behandlung mit Übersmiumsäure lehren, von einem enormen Fettgehalt der Epithelien her, mit dem wir uns weiterhin eingehend zu beschäftigen haben werden.

Die Placentarstelle (Pl.St.) setzt sich als anders gefärbter Ring sehr deutlich von dem nicht placentaren Teil der Schleimhaut ab; letztere kleidete früher die eigentliche Eikammer minus Placentarstelle aus und kann der Übersichtlichkeit halber auch jetzt noch als Kammerteil der Placentarstelle gegenüber gesetzt werden (vergl. die Bezeichnung der Schemata Fig. 1—3).

Der Schleim, der die Uterinhöhle erfüllt, kann an der Placentarstelle fester haften, als im Kammerteil; man bekommt dann nach dem Abspülen Bilder, wie das in Fig. 4 wiedergegebene. Der grünliche Schleim deckt die Placentarstelle, die dann ganz besonders deutlich hervortritt; aus dem Schleimüberzug sehen die Stümpfe der durchrissenen Blutgefässe als rote Zipfel heraus. Da, wo der Schleim stärker abgespült ist, wie z. B. bei x in der Figur, kommt eine Felderung zu Tage, die sich bei intensivem Abspülen über der ganzen Placentarstelle nachweisen lässt; die Grenzen dieser Felder sind die durchrissenen Septen der spongiösen Drüsenschicht der Placenta.

Der Rand der Placentarstelle (R) hebt sich häufig wie ein Kragen über den Kammerteil herüber.

Spült man die Placentarstelle vollkommen mit Kochsalzlösung ab, so sieht man, dass auch sie an ihrer Oberfläche weisslich gefärbt ist; auch hier rührt, wie Schnitte lehren, die Färbung von fetthaltigen Epithelien her, welche in gleicher Weise, wie auf der Oberfläche des Kammerteiles, so auch an derjenigen der spongiösen Drüsenräume sich finden.

Über den feineren Bau der Uteruswand geben die mikroskopischen Schnitte Auskunft. Ich verfehle nicht, unter Hinweis auf die oben gegebenen allgemeinen Erörterungen, der Schilderung derselben die Bemerkung voraus zu schicken, dass speziell

hier die Bilder, die man erhält, nicht in allen Präparaten vollkommen übereinstimmen. Selbst wenn man von den durch verschiedene Behandlungsmethoden bedingten Differenzen absieht, finden sich bei gleich behandelten Stücken doch bisweilen nicht ganz unbeträchtliche Unterschiede, namentlich in Bezug auf das Verhalten der Epithelien.

Fig. 10 giebt bei etwa sechsfacher Lupenvergrößerung den Durchschnitt durch die Placentarstelle (\* bis \*) und die angrenzenden Kammerteile des Uterus einer Hündin wieder, welche unmittelbar nach dem Wurf getötet wurde.

Es ist dies die erste Figur einer Reihe, deren einzelne Teile in vollkommen gleicher Weise behandelt sind. Die sämtlichen, den Figuren zu Grunde liegenden Präparate wurden so hergestellt, dass das betreffende Uterushorn durch einen Scherenschnitt der Länge nach eröffnet und mit der Schleimhautseite nach oben auf einem Brettchen befestigt wurde. So kamen die Stücke in die fixierende Flüssigkeit; an denselben erscheinen dann die gürtelförmigen Placentarstellen natürlich als mehr oder minder breite Bänder inmitten der Placentarstelle. Für die Schnittpräparate wurden kleinere Stücke so ausgeschnitten, dass in der Mitte desselben das Placentarband enthalten war, dem an jedem Rande eine Partie Kammerteil ansass; die Schnitte wurden dann parallel der Längsrichtung des Uterus angefertigt. Es würde also z. B. der Pfeil  $y-y$  der Fig. 4 die Richtung des Schnittes von Fig. 10 bezeichnen.

Auf gleiche Weise sind die in den Figuren 10–17 abgebildeten Präparate aus allen wichtigeren Perioden der Rückbildung hergestellt und die Abbildungen derselben bei der gleichen Lupenvergrößerung gezeichnet. Es sind demnach, wenn man von den Schwankungen in der Wirkung der Reagenzien absieht, Bilder gegeben, die einen direkten Vergleich zulassen und eine erste Übersicht über den Rückbildungsvorgang verschaffen.



Es ist in allen diesen Figuren das Epithel als schwarzer Saum gezeichnet; sie sind übrigens mit einer Ausnahme nach Objekten gezeichnet, die in Flemming'scher Lösung fixiert waren und erscheint daher auch am Präparat das stark fetthaltige Epithel infolge der Osmiumwirkung als tief schwarzer Saum.

Die Orientierung an der Abbildung (Fig. 10) wird hiernach keine Schwierigkeiten machen, namentlich, wenn man einen Vergleich mit dem Schema Fig. 3 zu Hilfe nimmt. Man erkennt die beiden in der Zeichnung rot gehaltenen Muskellagen, von denen die innere eine starke Faltung aufweist, die bei der äusseren zwar auch vorhanden ist, aber im Bilde nicht vortritt, da sie der Schnittrichtung parallel läuft.

Am Schleimhautdurchschnitt scheidet sich deutlich der helle, jederseits neben \* belegene Kammerteil von der dichter gefügten Drüsendeckschicht der Placentarstelle (zwischen \* und \*). Beide Teile sind von einer vollkommenen Epithelschicht überzogen, die ihrerseits wieder durch ein im vorliegenden Falle sehr geringfügiges in der Abbildung gelb gehaltenes Blutextravasat gedeckt ist.

Unterbrechungen des Epithels, Stellen, an denen sich durchrissene Drüsensepten finden, sind nur spärlich nachzuweisen (z. B. a, a); doch werden eigentümliche zottenförmige Anhänge der Oberfläche, die zumeist aus Epithel bestehen (b, b) und sich weit in das Extravasat hineinschieben können, wohl die tieferen Abschnitte solcher halbschräg durchschnittenen Septen sein.

Die Verteilung der Uterindrüsen im Bindegewebe ergibt sich aus der Figur.

Ein in manchen Beziehungen anderes Bild bekomme ich an den Durchschnitten durch die Placentarstelle eines Uterus am Tag nach dem Wurf, von denen ich einen in Fig. 11 abbilde. Von der Muskulatur ist nur die innere Ringmuskelschicht M gezeichnet, die am Ende des ersten Tages schon wieder viel



fester gefügt erscheint, als am Anfange. Der stark in Falten gelegte Kammerteil, dessen Gewebe übrigens sehr ödematös erscheint, überragt die zwischen \* und \* belegenen Ränder der Placentarstelle erheblich. Die ganze freie Fläche ist von einem hier ungemein starken Blutextravasat gedeckt.

Bemerkenswert ist, dass man über der in der Figur grau-grün gehaltenen Drüsendeckschichte der Placentarstelle nur noch an einzelnen wenigen kleinen Bezirken das Uterusepithel nachweisen kann; es ist hier ebenfalls wie in Fig. 10 als schwarze Linie angegeben. An der ganzen übrigen freien Fläche fehlt es. Da wir nun in der Folge normalerweise einen grossen Teil des Epithels auf der Placentarfläche schwinden sehen, so nehme ich an, dass dieser Schwund des Epithels auch sehr frühzeitig eintreten kann und dass ein solcher Fall hier vorliegt.

Während bei dem in Fig. 10 gezeichneten Objekt man von den durchrissenen Gefässstämmen kaum etwas zu sehen bekam, treten dieselben hier ganz ungemein klar hervor. Am linken Rande der Placentarstelle ragt ein durchrissener Arterienstamm weit in das Blutextravasat hinein und auch an anderen Stellen heben sich die grossen Gefässe deutlich vom umgebenden Gewebe ab. Auch die Uterindrüsen sind zahlreicher als dort und unter der Placentarstelle, wie ich auch sonst mehrfach finde, z. T. nicht unbeträchtlich erweitert.

Die feineren Unterschiede im Baue des Kammerteiles und der Placentarstelle treten dann bei etwas stärkerer Vergrösserung hervor, wie ein Vergleich der Figuren 20 und 21 lehrt. Erstere giebt ein Stück der Placentarstelle, letztere ein solches des Kammerteiles wieder, eine Falte derselben ähnlich, wie sie in Fig. 11 gegenüber a belegt ist. Die Grundlage der Falte in Fig. 21 bildet eine ganz lockere Bindesubstanz, die von Gefässen durchzogen ist und nur gegen die Oberfläche etwas zellenreicher und dichter wird. Die vielfach gefaltete freie Fläche ist von einem hohen und sehr gleichmässig gebauten Cylinderepithel überzogen.

Dies Cylinderepithel ist es, welches vermöge seines eigenartigen hochgradigen Fettgehaltes der ganzen Schleimhaut ein für das unbewaffnete Auge sehr auffallendes gelblichweisses Kolorit verleiht. Das Fett ist vorwiegend in Gestalt kleiner runder Körner in die Zelle eingelagert, die sich hier und da zu grösseren Tropfen vereinigen können; letzteres geschieht namentlich beim Absterben der Zellen. Das Fett ist leicht bei frischer Untersuchung nachzuweisen; die Abbildung Fig. 25 ist nach einem osmierten Präparat gezeichnet. Hier tritt bei stärkerer Vergrösserung häufig eine sehr regelmässige Reihenstellung der Fettkörner hervor, die man allerdings in anderen Fällen wieder vermisst, vielleicht dann, wenn die Zelle unter dem Einfluss der Uteruskontraktionen in ihrer Form verändert wird. Entfernt man an osmierten Präparaten das Fett, so erhält man ebenfalls sehr regelmässige Bilder (Fig. 26), helle Flecke in ein Protoplasma-Netzwerk eingelagert; ich habe diese Bilder bereits früher beschrieben und als schaumiges Protoplasma bezeichnet.

In anderen Fällen füllen die Fettkörner die Zelle in noch höherem Grade aus, als in den gezeichneten Exemplaren; es kann das soweit gehen, dass nach oben über dem Fett nur ein schmaler fettfreier protoplasmatischer Saum liegt, der alsdann fast vollkommen das Bild des Funkeschen Saumes der Darmepithelien liefert, ohne allerdings in seiner Bedeutung diesem gleich gestellt werden zu können.

Die Kerne der Epithelzellen liegen entweder inmitten derselben, vielfach aber auch in sehr auffälliger Weise nahe dem oberen Rande. Kiersnowski hat dies schon beobachtet und er nimmt an, dass solche Zellen zum Untergang bestimmt seien, weil H. Virchow ähnliche Erscheinungen am zu Grunde gehenden Dottersacksepithel des Huhnes beschreibt. Ich kann mich dieser Annahme von Kiersnowski nicht anschliessen; es ist zwar richtig, dass ein grosser Teil der Zellen mit hohem Kerne später abstirbt, andererseits finde ich die gleiche Erscheinung

auch an Zellen, die sicher erhalten bleiben. Ich möchte sie eher auf mechanische Ursachen zurückführen.

Kiersnowski ist übrigens seiner Erklärung auch selbst nicht ganz sicher, da er an anderer Stelle (l. c. p. 520) sagt, dass die ganze Erscheinung möglicherweise nur eine vorübergehende sei, da er nicht behaupten könne, dass das gesamte Epithel mit hochgelagertem Kerne abgestossen wurde; wie aus dem Gesagten hervorgeht, würde ich mich dieser seiner letzteren Annahme anschliessen.

Der bei gleicher Vergrösserung wie Figur 21 gezeichnete Durchschnitt der Placentarstelle (Fig. 20) bietet ein vollkommen anderes Bild. Das Epithel U.-E. des in Flemmingscher Lösung erhärteten Objektes ist infolge seines Fettgehaltes stark geschwärzt. In dem dasselbe überlagernden Extravasat (Ex) finden sich die Durchschnitte zahlreicher kleiner zottenförmiger Anhänge.

Während bei der Lupenvergrösserung das Epithel einen nahezu kontinuierlichen Eindruck machte, erkennt man jetzt, wenn man den schwarzen Epithelsaum verfolgt, dass doch hier und da kleine Lücken vorhanden sind, die also inter partum entstandene Defekte darstellen.

Sehr auffällig unterscheidet sich das Bindegewebe der Drüsendeckschicht Dd. von demjenigen des Kammerteiles. Der ganze mittlere Teil desselben erscheint sehr gleichmässig gefügt und viel dichter, als das Bindegewebe des Kammerteils.

Die Untersuchung mit starker Vergrösserung (Fig. 23) lehrt, dass die Bindegewebsbündel sehr dicht gefügt sind und sich aus feinsten etwas verflochtenen Fibrillen aufbauen. Die scheinbar freien Kerne gehören den fixen Bindegewebskörpern an und neben ihnen finden sich grössere mononukleäre und kleine polynukleäre Wanderzellen in wechselnder Zahl (um so mehr, je länger post partum).

An dem oberen Rande der Drüsendeckschicht finde ich eine in den verschiedenen Abschnitten sehr ungleich stark entwickelte Zellenlage vor, die sich aus grossen teils einkernigen teils mehrkernigen polygonalen Zellen aufbaut. Diese Zellen stellen ein Lager dar, das alsbald eine sehr erhebliche Dimension annimmt, aber dann auch sehr rasch schwindet; ich möchte es dieserhalb und der Form der Zellen halber einer Decidua gleichwertig setzen und als *Decidua puerperalis* bezeichnen.

Ich gebe in Fig. 22 ein Stückchen der *Decidua puerperalis* mitsamt ihrem Epithelüberzug bei stärkerer Vergrösserung wieder. Das Epithel zeigt einen der kleinen eben erwähnten Defekte; die Fettkörnchen in den Zellen liegen so dicht aneinander, dass sie den Eindruck einer dichten Masse machen, inmitten deren der Zellkern als heller Fleck erscheint, und sich nur an ihren Rändern in Körnchen auflösen lassen. Unmittelbar unter dem Epithel liegen stark erweiterte Kapillaren, einige kleine runde Wanderzellen, im übrigen die grossen Zellkörper der Decidualzellen. Dieselben besitzen ein sehr fein granuliertes Protoplasma und haben grosse ovale oder rundliche Kerne, an denen man hier und da die Zeichen direkter Teilung beobachtet.

Diese Zellen sind durchaus charakteristisch für die Placentarstelle, ich habe dieselben im Kammerteil nur selten und dann in so unmittelbarer Nähe der Placentarstelle gefunden, dass ich annehmen muss, sie sind von dieser seitlich verschoben. Die Zellen finden sich im frisch entbundenen Uterus in sehr wechselnder Menge, bald ziemlich reichlich, bald muss man nach ihnen suchen, um sie zeigen zu können.

Ihre erste Anlage fällt demgemäss aber immer bereits in die Tragzeit; man kann sie unter älteren Placenten in der Drüsendeckschicht nachweisen.

Um nun auf den in Figur 20 beschriebenen Schnitt zurückzukommen, so zeigt der tiefere Teil desselben noch einige sehr starke Gefässe und die Durchschnitte der erweiterten Uterin-



drüsen U.D., U.D'. Letztere sind zum Teil leer (U.D.), zum Teil mit einer Inhaltsmasse gefüllt (U.D'), die sich bei der Untersuchung mit starker Vergrößerung als aus grossen Mengen roter und farbloser Blutkörperchen bestehend erweist.

Endlich sei noch kurz der Muskulatur Erwähnung gethan, deren einzelne Zellen ziemlich stark erscheinen; eine Verkleinerung derselben macht sich bald bemerkbar, da es mir aber bis dahin nicht gelungen ist, besondere morphologische Veränderungen an den Zellen nachzuweisen, so wird im folgenden derselben auch weiter nicht gedacht, sondern es werden nur die Veränderungen der Schleimhaut beschrieben.

Ich will auch des weiteren an dieser Stelle gleich zufügen, dass die Rückbildungserscheinungen, die in dem Bindegewebe des Kammerteiles ablaufen, sehr wenig augenfällig sind; sie bestehen im wesentlichen in einer Abnahme der Intercellularsubstanz; die Zellen rücken einander näher und die ganze Lage gewinnt mehr und mehr den Charakter dessen, was wir bei der Placentarstelle weiter unten als Körnerlage beschreiben; es würde das zugleich dann die endgiltige Umwandlung der Schleimhaut sein. Wir brauchen also auf den Bau des Kammertheiles nur hier und da einiger Besonderheiten halber zurückzukommen und können uns im wesentlichen weiterhin auf die Schilderung der Placentarstelle beschränken.

### **Umwandlungen der Schleimhaut in dem Verlauf der ersten Woche nach dem Wurf.**

Die Veränderungen, welche im Laufe der ersten Woche an dem Uterus vor sich gehen, sind schon für das blosse Auge ganz ungemein auffällig. Die Uteruswand kontrahiert sich ausserordentlich stark, wie nicht nur die Betrachtung des ganzen Uterus lehrt, sondern wie man auch an den herausgenommenen Stücken derselben feststellen kann. Figur 6 ist die Innenan-



sicht eines in gleicher Weise behandelten Stückes, wie das in Figur 4 abgebildete. Es stammt vom zweiten Tage nach dem Wurf; man erkennt ohne weiteres, in welcher Weise namentlich die Verkleinerung der grünlichen Placentarstelle deutlich hervortritt.

Der betreffende Uterus war, frisch eröffnet, mit einer sehr zähen grünen Schmiere erfüllt, die verhältnismässig wenig Blut enthielt; letzteres war ausserdem nicht in Gestalt von Coagulis vorhanden, sondern mit dem grünen Schleim gemischt. Entfernte man den Schleim im Kammerteil, so lag die gelbliche Epithelfläche frei.

Auf der Placentarstelle haftete auch hier der Schleim stärker; er liess sich mit einfachem Spülen nicht entfernen, und ist dieselbe daher in der Figur grün gehalten. Sie zerfällt in eine Anzahl von dicken Längsfalten, die ihrerseits wieder durch kurze Querfurchen in Unterabteilungen zerlegt werden; dadurch entsteht das eigentümliche Felderwerk der Figur.

Spült man stärker ab, so entfernt man auch auf der Placentarstelle den Rest des Schleimes und erkennt dann, dass namentlich auf der Höhe der Leisten die Placentarstelle noch ihr kontinuierliches weissliches, fetthaltiges Epithel besitzt.

Bei einer anderen Placentarstelle des gleichen Uterus waren dagegen die weissen Epithelflächen nicht mehr kontinuierlich, sondern wurden unterbrochen von Stellen, an welchen die Oberfläche des Uterus selbst graugrün verfärbt erschien. Es hatte hier, wie die mikroskopische Untersuchung ergänzend lehrte, ein Zerfall der Placentaroberfläche bereits begonnen, der von nun an rasch weiter schreitet.

Wie rasch die Veränderungen hier gehen, beweist ein Uterus vom fünften Tage nach dem Wurf; auch bei diesem war die Oberfläche der Placentarstelle graugrün verfärbt, es liess sich aber die verfärbte Masse auch mit kräftigem Spülen oder Pinseln nicht entfernen, sondern sie bildete unmittelbar die Oberfläche

der Placentarstelle. Die mikroskopische Untersuchung lehrte, dass jetzt grosse, weite Bezirke derselben abgestorben waren. Die freie Fläche war in ein mortifizierendes Gewebe umgewandelt, in dem man die durchrissenen Gefässe als rötliche Zipfel noch ganz gut erkannte.

Das Bild wurde noch eigentümlicher nach sorgfältiger Reinigung der Oberfläche: es erschienen inmitten der grünen Fläche weisse scharf umrandete Trichter, wie dieselben in Figur 8 bei etwas stärkerer Lupenvergrösserung dargestellt sind. Es sind das die Mündungen von Uterindrüsen der tiefen Drüsenschicht, welche, wie man aus diesem makroskopischen Befund bereits schliessen konnte, ihr altes fetthaltiges Epithel bewahrt haben, während dasselbe neben ihnen vollkommen zu Grunde gegangen ist.

Die gleichen Inseln finde ich in derselben Form und inmitten absterbenden grünen Epithelgewebes auch noch an einem Uterus vom 8. Tage nach dem Wurf vor; hier kamen ausser in den Trichtern auch auf den Kuppen, welche die Längsfalten der Oberfläche häufig zeigen, buckelförmige weisse Inseln vor, die ich nicht mit Uterindrüsen in Zusammenhang zu bringen vermag. Übrigens findet man gerade in den eben besprochenen Entwicklungsverhältnissen höchst auffällige Verschiebungen derart vor, dass dieselben zu sehr verschiedenen Zeiten einsetzen können; ja an den verschiedenen Placentarstellen des gleichen Uterus können z. B. die Zerfallerscheinungen des Epithels einen sehr verschiedenen Grad aufweisen. So sind an einzelnen derselben am eben erwähnten Uterus nur noch die Epithelinseln erhalten, während an anderen noch fast die Hälfte von Epithel überzogen ist. Es besteht somit auch die Möglichkeit, dass in den verschiedenen Fällen überhaupt verschieden viel vom Epithel erhalten bleibt, dass in dem einen viel, in dem anderen wenig dem Zerfall anheim fällt.

Ebenso wie die Uterinoberfläche am unversehrten Objekt die erheblichen Veränderungen der ersten Tage schon makroskopisch erkennen lässt, so sieht man das Gleiche auch an den Durchschnitten bereits bei Lupenvergrößerung. Man vergleiche den in Figur 10 abgebildeten oben besprochenen Durchschnitt mit demjenigen von Figur 12; der letztere rührt von dem Uterus fünf Tage nach dem Wurf her und ist nach einem in Flemmingscher Lösung gehärteten Präparat bei gleicher Vergrößerung wie Figur 10 gezeichnet. Der ganze Schnitt ist nicht unbeträchtlich kleiner, als der von Figur 10. Der Kammerteil seitlich von dem Rande der Placentarstelle \*\* erscheint schon wieder fester gefügt, die Epithellage ist, wohl infolge von Faltung, dicker. Den auffälligsten Unterschied zeigt die Placentarstelle zwischen \* und \*; hier fehlt in dem gesamten mittleren Abschnitt und an der linken Seite das früher vorhandene Epithel vollkommen. Am rechten Rand ist der durch Osmium geschwärzte fetthaltige Epithelsaum ganz erhalten, gegenüber a a finden sich noch Epithelinseln vor.

Die Epithelien sind in rapidem Zerfall zu Grunde gegangen; die absterbenden Zellen bieten nach Osmium-Behandlung ein Bild, wie in Figur 27 gezeichnet. Dieselbe stellt einen Gefässbalken dar (Gef.), an dessen einer Seite der von Extravasat (Ex.) überlagerte Epithelsaum (Ep.) in vollem Zerfall begriffen ist. Die sonst so regelmässig angeordneten kleinen Fettkörner ballen sich zu mehr oder minder grossen Fettkugeln zusammen, die ganz unregelmässig in der Zelle zerstreut sind. Zum Teil werden sie jetzt schon in das Extravasat ausgestossen, zum Teil gelangen sie in dasselbe nach völliger Auflösung der Zellen. Die Zellen tauchen mit ihren Kuppen so in das Extravasat, dass eine Grenze nicht mehr festzustellen ist. Die jetzt in ihrer Form noch unveränderte Zellbasis wird bald unregelmässig und die Zellen verlieren dann ihre regelmässige Anordnung sehr rasch.

Die Zerstörung der Oberfläche bleibt übrigens nicht auf das

Epithel beschränkt, sondern greift auch auf die grossen Zellen der Decidua puerperalis über; es scheint sogar, als ob die Erscheinungen des Zerfalles bei letzteren Zellen, soweit sie an der Oberfläche liegen, gleichzeitig mit denjenigen des Epithels einsetzen und nicht etwa eine Folge des Epithelverlustes wären.

Nach Abstossung der Decidual-Zellen liegt dann das faserige Bindegewebe der Drüsendeckschicht frei unmittelbar unter dem die Oberfläche deckenden Extravasat.

Während nun diese Zerfallserscheinungen an der Oberfläche ablaufen, beginnen aber auch bereits jetzt Veränderungen innerhalb des Epithels, welche auf eine Ergänzung des Zerstörten hinweisen.

Betrachtet man nämlich die jetzt noch erhaltenen Epithelinseln genauer, so findet man in der Mitte derselben die bekannten hohen cylinderischen Formen der Epithelzellen vor. Gegen den Rand hin schliessen sich aber an diese z. T. fast unvermittelt, z. T. in mehr allmählichem Übergang niedrige oft sehr stark abgeplattete Epithelformen an, die sich nach den Seiten über das nackte Bindegewebe der Drüsendeckschichte herüber lagern. Ich vermag diese Bilder nicht anders aufzufassen, als dass hier inmitten des Zerfalles bereits die neue Überdeckung der Placentarstelle mit Epithel derart vor sich geht, dass von den erhaltenen Epithelinseln sich die Randpartien seitlich vorschieben und eine neue Epitheldecke zu liefern beginnen. Dieses Vorschieben kann von den Drüsentrichtern ausgehen; es kann aber auch von anderen erhaltenen Epithelinseln, ebenso vom Rande der Placentarstelle her beginnen, indem in letzterem Falle von den Epithelien des Kammerteiles die Seitenränder unter starker Abflachung sich auf die Placentarstelle hinüber schieben.

Hier ist ja immer ein reichliches Material für die Deckung des Defektes vorhanden; auch für die Placentarstelle bleibt aber



trotz allen Zerfalles immer noch so viel an Epithelinseln erhalten, dass von diesen aus an der Deckung des Defektes mitgearbeitet werden kann.

In Figur 28 bilde ich einen Teil eines Schnittes ab, der durch den Rand eines der in Figur 8 gezeichneten Trichter gelegt ist. Der Schnitt zeigt links die Zellen der Decidua puerperalis, hier sehr unregelmässig angeordnet, rechts die Faserschicht. Über dem Bindegewebe ist das Epithel an der linken Seite hoch, gegen den rechten Rand hin wird es ziemlich rasch niedrig, um endlich in vollkommen abgeplatteten Zellen auszufließen.

Diese hören dann bald ganz auf und das Bindegewebe liegt frei zu Tage. Ich kann nach dem, was wir im allgemeinen von der Ergänzung von Epitheldefekten und speziell von der Regeneration des Uterusepithels wissen, diese Bilder nur in dem Sinne deuten, dass wir hier das Vorschieben des Epithels über den Defekt vor uns haben, befinde mich darin auch in voller Übereinstimmung mit Kiersnowski.

Auch in dem Bindegewebe der Drüsendeckschicht beginnen zu gleicher Zeit sich regenerative Veränderungen bemerkbar zu machen. Dieselben äussern sich ganz allgemein in einem Mobilwerden der zelligen Elemente der Schicht. Dieses trifft einmal die eigentlichen Bindegewebszellen, von denen namentlich die unmittelbar über den Drüsen belegenen teilweise zu wandern anfangen und in den bekannten Spindelformen der Fibroblasten (Fig. 24 bei F) in die höher belegenen Teile der Drüsendeckschicht eindringen; dann aber auch die oben (Fig. 23) bereits erwähnten und auch in dem vorliegenden Schnitt reichlich vorhandenen grösseren und kleineren Formen runder Wanderzellen.

Von letzteren nehmen vor allem die mononukleären grossen in den Schnitten an Zahl zu; sie verändern bereits jetzt, mehr aber noch im weiteren Fortschreiten der Regeneration ihr Aussehen, indem sie aus dem inter partum in das Gewebe extra-



vasierten Blut rote Blutkörperchen aufzunehmen und zu verarbeiten anfangen. Vorläufig sind die Blutkörperchen haltenden Zellen noch verhältnismässig spärlich; sie liegen entweder einzeln oder in kleinen Gruppen theils in der Faserschicht, zum Theil auch so unmittelbar unter der Oberfläche, dass man die Möglichkeit nicht ausschliessen kann, dass einzelne von ihnen aus dem Oberflächen-Extravasat ihren Inhalt entnehmen.

Neben den Blutkörperchen haltenden Zellen kommen andere mononukleäre Wanderzellen vor, in denen man mehr oder minder grosse Fettropfen nachweisen kann; da in dem zerfallenden Gewebe freies Fett aus den Epithelien sehr reichlich vorkommt, so wird man annehmen müssen, dass es von hier aus in die Wanderzellen gelangt; für eine Entstehung innerhalb der Zellen habe ich keinen Anhaltspunkt.

In späterer Zeit nehmen sowohl die Fibroblasten als die Wanderzellen noch sehr erheblich zu; wir werden uns weiter mit ihnen zu beschäftigen haben.

### **Umwandlungen der Schleimhaut in der zweiten und dritten Woche nach dem Wurf.**

Während in der ersten Woche nach dem Wurf die Erscheinungen der Rückbildung allgemein das Bild beherrschen, das uns bei der Betrachtung der Uteruswand in toto und namentlich an den Durchschnitten entgegentritt, indessen gleichzeitig sich kaum die ersten Anzeichen der Reparation schüchtern bemerkbar machen, finden wir von der zweiten Woche an auch die letzteren mehr und mehr deutlich werden.

Neben einer fortschreitenden allgemeinen Verkleinerung des gesamten Uterus ist als wesentlichste Erscheinung der Regeneration die nahezu vollkommene Wiederherstellung der Epitheldecke auch über der Placentarstelle zu nennen.

Die Verkleinerung des Uterus ist eine bedeutende, sie ist

im Kammerteil stärker als an der Placentarstelle, so dass letztere am uneröffneten Uterus schon im allgemeinen dicker erscheint, wie die anliegenden Teile. Dabei ist die Konfiguration derselben auch jetzt noch eine sehr eigenartige; sie unterscheidet sich von derjenigen unmittelbar nach dem Wurf nur dadurch, dass direkt post partum ein ziemlich weites Uteruslumen vorhanden ist, das jetzt sehr reduziert ist und von dem in der Uterinhöhle vorhandenen Detritus fast vollkommen ausgefüllt wird. Man erkennt dies am besten an Querschnitten durch den in toto gut erhaltenen Uterus.

Man erhält von der Anordnung der Uteruswand überhaupt ein sehr instruktives Bild von Präparaten, welche in Salpetersäure und dann Müllerscher Flüssigkeit fixiert und mit Alkohol nachbehandelt sind. So konserviert sich die eigentümliche Faltung gut. Schneidet man die Placentarstelle dann quer durch und vergrößert mit der Loupe, so bekommt man Bilder, wie Figur 19. (Querschnitt des Uterus an der Placentarstelle, 10 Tage nach dem Wurf). Der Schnitt zeigt die beiden Muskellagen stellenweise noch durch eine ziemlich breite Bindegewebsschicht von einander getrennt. Dann folgen nach innen von der Ringmuskellage die Uterindrüsen, die einen fast vollkommenen Kreis unter den Muskeln bilden.

Über den Drüsen liegt die Drüsendeckschicht, welche in der Figur als eine kompakte graue Lage dargestellt ist; sie ist in mannigfachster Weise gefaltet, an einzelnen Stellen ganz ungemein dünn und niedrig, an anderen mächtig entwickelt und weit in das Innere des Uterus vorspringend; in der Mitte der breiteren Lappen gehen Balken faserigen Bindegewebes, hier und da auch Uterindrüsen in die Höhe. Wir können gleich zufügen, dass ein nicht unbeträchtlicher Teil der Oberfläche jetzt bereits wieder mit Epithel bedeckt ist, wie sich allerdings an diesem Präparat nur mit stärkerer Vergrößerung nachweisen lässt. Es ist dasselbe deshalb auch in der Figur nicht besonders angegeben.

Das Lumen des Uterus ist ausgefüllt von einer Detritusmasse, die sich weit in die Buchten der Oberfläche einschiebt. Sie besteht aus Blut, Fett und zerfallenden Zellen, vielfach erkennt man auch grössere Gewebsfetzen in derselben, die sich von der Schleimhaut abgestossen haben; der Inhalt des Uteruslumen ist durch einen braun-grünen Farbenton von der grauen Wand abgesetzt.

Die Figur erscheint mir insofern eine zweckmässige Ergänzung der übrigen bei Lupenvergrösserung gezeichneten Bilder, als die letzteren sonst sämtlich nach Schnittpräparaten von Stücken gefertigt werden mussten, welche aus ihrem Zusammenhange gelöst waren; hiermit ist notwendig eine gewisse Verschiebung der Teile gegeben, welche bei der Behandlung des eben beschriebenen Präparates vermieden werden konnte.

Ein anderes Schnittpräparat diene zum Vergleich mit Fig. 12. Es stammt von einem Uterus von 15 Tagen nach dem Wurf. Bei dem Präparat (Figur 13) war, wie die Abbildung lehrt, die Contraction der Muskulatur keine sehr bedeutende und es erscheint infolge dessen die Placentarstelle relativ breit und niedrig. Die Bedeutung der einzelnen Schichten ergibt ein Vergleich mit Figur 12. Es sei deshalb nur hervorgehoben, dass jetzt fast die ganze Oberfläche der Placentarstelle bereits wieder von Epithel überzogen ist. Nur bei b, b fehlt dasselbe noch. An diesen Stellen liegt je ein in der Figur gelb gehaltenes Blutextravasat an der Oberfläche. Kleinere Blutextravasate liegen auch inmitten der Drüsendeckschicht; ebenso bedeckt eine dünne Lage die Oberfläche des Kammerteiles. Diese selbst ist sehr stark gefaltet und von einem dicken Epithel überzogen.

Die Betrachtung des Schnittes mit stärkerer Vergrösserung lehrt, dass die Epithelien der Placentarstelle nicht nur die freie Fläche fast vollkommen überdecken, sondern dass dieselben auch in ihrer Form nicht unbeträchtliche Veränderungen durchgemacht haben. Die oben beschriebenen und abgebildeten

grossen Formen, die auch jetzt noch den ganzen Kammerteil an seiner Oberfläche überziehen, finde ich an der Placentarstelle nur noch in geringerer Zahl vor. Sie sind ersetzt durch kleinere cylindrische Zellen, die zum Teil bereits den bleibenden Formen sehr ähnlich sind; sie können fettfrei sein oder auch Fett führen, das wechselt; an einzelnen Stellen sind sie sehr stark abgeplattet, offenbar da, wo sie zuletzt über das Bindegewebe herüber geschoben sind.

Auch in der Bindegewebslage, in der vielfach stark erweiterte Lymphräume vorkommen, lassen sich Veränderungen erkennen. Neben einer geringen Zunahme der Zellen der Decidua puerperalis finde ich eine stärkere ebensolche der Fibroblasten und das Gleiche ist mit den Wanderzellen beiderlei Art der Fall. Wir werden sehen, dass wir damit den Fortgang der bereits oben erwähnten Umwandlungen vor uns haben, die weiterhin unmittelbar in bleibende Formen überführen können.

Während die Oberfläche der Placentarstelle in der zweiten Woche immer noch den graugrünen Farbenton zeigt, den ich von den früheren Stadien beschrieben habe, machen sich bei einem Uterus vom Ende der dritten Woche auch nach dieser Richtung schon ziemlich auffällige Veränderungen bemerkbar. Der ganze Uterus war zwar immer noch stärker als er ausserhalb der Fortpflanzungsperiode zu sein pflegte, aber gegen das vorausgehende Stadium doch schon wieder sichtlich reduciert. Bei der Eröffnung fand ich die Schleimhaut vollkommen milchweiss und stark gefaltet, und auf den ersten Anblick waren die Placentarstellen kaum zu erkennen, so waren sie von der übrigen Schleimhaut überlagert. Entfernte man unter vorsichtigem Zug die letztere, so erschienen die Bänder der Placentarstellen als schmale Streifen, in blassrosa Farbenton, sich von der weisslichen Schleimhaut sehr auffällig abhebend. Von der früher graugrünen Farbe ist nichts mehr zu sehen, die Oberfläche lässt



bereits makroskopisch den erheblichen Fortschritt in der Regeneration vollkommen klar erkennen.

Auch bei diesem Uterus weichen die einzelnen Placentarstellen in ihrem Aussehen insofern von einander ab, als einige eine gleichmässig rosagefärbte Fläche aufwiesen, während andere durch eine mehr oder minder weisse Sprenkelung derselben anzeigten, dass in ihren Epithelien die Fettbildung noch andauerte.

### **Befund am Ende des ersten Monats nach dem Wurf.**

Während in der ersten Zeit nach dem Wurf der Uterus fast von Tag zu Tag nicht unbeträchtliche Veränderungen aufweist, fangen dieselben nunmehr an, sich in etwas weiteren Zwischenräumen bemerkbar zu machen.

Es wird daher für unsere Darstellung ausreichen, wenn wir fernerhin Präparate besprechen, die zeitlich etwas weiter auseinander liegen, als die bis dahin behandelten.

Wir geben demgemäss jetzt zuerst eine Übersicht über das Bild des puerperalen Uterus, das derselbe am Ende des ersten Monats post partum zeigt.

In der vierten Woche nach dem Wurf macht sich äusserlich eine sehr bedeutende Rückbildung des Uterusvolumens bemerkbar. Eröffnet man den Uterus, so erscheint die Schleimhaut nur noch wenig geschwellt und faltig, dagegen noch vollkommen gelblich-weiss gefärbt; die Placentarstellen ähneln denen der dritten Woche, sie unterbrechen als rötliche Strassen mit mehr oder minder vielen weissgelblichen Flecken und Linien die Schleimhautoberfläche.

Man kann aus dem makroskopischen Aussehen der Schleimhaut demnach bereits schliessen, dass der Fettgehalt derselben noch ein sehr grosser sein wird, was denn auch die mikroskopische Untersuchung teils des frischen, teils des erhärteten Präparates vollkommen bestätigt.



Figur 14 ist der Längsschnitt durch die Placentarstelle und die angrenzenden Kammerteile eines solchen Uterus. Ein Blick auf die Figur und namentlich ein Vergleich derselben mit den bei gleicher Vergrößerung gezeichneten vorausgehenden Figuren 10—13 lehrt die ausserordentliche Verkleinerung. Zwar ist die Wand, wenn man die späteren Stadien vergleicht, immer noch stark, doch bei weitem nicht mehr so wie früher. Das Vorspringen der Placentarstelle über den freien oberen Rand ist durch die Erhärtung bedingt. Die Uteruswand neben der Placentarstelle unterscheidet sich jetzt, abgesehen von ihrer Dicke und von der Stärke und Form des Epithels, nur noch sehr wenig von dem gewöhnlichen Bilde. Das Epithel dagegen ist ausserordentlich voluminös und besitzt in seinen Zellen den gleichen Fettgehalt, wie er vom vorigen Stadium beschrieben; nur die Faltungen des Epithels sind, wie die Figur zeigt, nicht mehr so bedeutend, wie früher.

Im übrigen fangen jetzt die Epithelzellen an, sich eines Teiles ihres Inhaltes zu entledigen; man findet in den Zellen selbst einzelne grössere Fetttropfen und sieht die gleichen Tropfen nicht nur in dem Sekret, das als dünne Lage die freie Fläche der Schleimhaut bedeckt, sondern auch in dem Bindegewebe unter dem Epithel. Ein Teil dieser letzteren liegt frei innerhalb des Bindegewebes, ein anderer dagegen ebenso wie oben beschrieben in Wanderzellen und zwar teils allein, teils gemeinsam mit mehr oder minder reichlichen Zerfallsprodukten roter Blutkörperchen. Wir werden entsprechend dem oben Gesagten mit der Annahme nicht fehl gehen, wenn wir auch diese Fetttropfen als aus dem Epithel stammend ansehen; sie werden, man kann das bisweilen fast direkt beobachten, aus den Epithelzellen gegen das Bindegewebe ausgestossen und dann von den Leukocyten aufgenommen.

Die Placentarstelle selbst zeigt nunmehr sehr wesentliche Veränderungen; die Epitheldecke ist vollkommen ergänzt, nur

einige ganz kleine Defekte können sich noch auf dem Durchschnitte finden. Diese Stellen sind allerdings dann insofern besonders instruktiv, als man aus der Anordnung und Formation der Epithelzellen, welche am Rande des Defektes liegen, mit besonderer Sicherheit darauf schliessen kann, dass auch diese Lücken durch Vorschieben des Epithels von den Seiten her gedeckt werden.

In den Epithelzellen über der Placentarstelle wechseln im allgemeinen jetzt flachere und schmale cylindrische Formen ab; auch ihr Fettgehalt ist in den verschiedenen Schnitten wechselnd, wie man schon aus den Verschiedenheiten der makroskopischen Bilder annehmen musste. Die Fettsekretion bleibt auch nicht auf die Oberfläche allein beschränkt, sondern man findet jetzt und später vielfach die Epithelien der Drüsen an derselben beteiligt.

Am auffälligsten verändert erweist sich das Bindegewebe der Drüsendeckschicht; es ist eine ganze Reihe von Punkten, die hier bemerkenswert wären. Wir finden, dass an Stelle der ursprünglich vorwaltenden Faserschicht nunmehr die Bindegewebszellen zu prävalieren beginnen und zwar lässt sich eine Zunahme der sämtlichen 3 Formen feststellen, die wir oben bereits erwähnt haben, der Decidualzellen, den Fibroblasten und der Leukocyten.

Die Zunahme der Decidualzellen ist am augenfälligsten. Während man dieselben bis dahin nur in beschränkter Zahl findet, breiten sie sich jetzt mehr und mehr aus, sie wachsen namentlich in die Tiefe, so dass man schätzungsweise wohl mehr als ein Drittel der Bindegewebsfläche der Drüsendeckschicht von den Decidualzellen gebildet findet.

Anm. Zum Verständniss der Terminologie sei hier eingefügt, dass mit Drüsendeckschicht vom topographischen Gesichtspunkt aus die ganze Bindegewebslage der Placentarstelle bezeichnet ist, die über den Knäueln der Drüsen liegt. Geweblich besteht diese Drüsendeckschicht ursprünglich zu meist aus der Faserschicht und mehr oder minder reichlichen Zellen der

*Decidua puerperalis*, welch' letztere ich in meiner Mitteilung im Anatomischen Anzeiger als epithelioide Zellen bezeichnet habe.

Weiterhin wird die Faserschicht mehr und mehr ersetzt, einmal durch die Zunahme der Decidualzellen und dann durch die sich sammelnden Fibroblasten, welche, wie weiter unten folgt, sich zur Körnerlage vereinigen.

Später schwinden auch die Decidualzellen und die Körnerlage nimmt deren Stelle ein, bis dann endgiltig die ganze Drüsendeckschicht von letzterer ausschliesslich gebildet wird.

Ich habe in Fig. 29 eine Zeichnung des Randes der Placentarstelle — links — und des anstossenden Kammerteils — rechts — bei schwacher Mikroskop-Vergrösserung gegeben; in der Figur ist derjenige Abschnitt des Bindegewebes der Placentarstelle, der von Decidualzellen eingenommen wird, in gelbbraunem Ton gehalten; man sieht, die Fläche ist nicht unbedeutend.

Die Zunahme der Zellen ist mehr in erster Linie auf eine Vermehrung innerhalb der Elemente der Zellschicht selbst zurückzuführen; Erscheinungen, welche auf einen anderweitigen Zuschuss schliessen liessen, finde ich jetzt nicht mehr. Die Vermehrung der Zellen geht, wie ich annehmen muss, ausschliesslich auf dem Wege der Amitose vor sich, da ich von den Erscheinungen der indirekten Kernteilung niemals etwas, wohl aber Einschnürungen der Kerne finde, die auf direkte Teilung deuten.

Die Abbildung zeigt dann trotz der schwachen Vergrösserung noch, dass das Bindegewebe auch abgesehen von den Decidualzellen nicht gleichmässig gebaut ist. Man unterscheidet sehr deutlich helle Felder (z. B. bei a), von anderen Stellen, welche ganz regelmässig fein getüpfelt sind (z. B. bei b). Die ersteren sind die Reste der ursprünglichen an Zellen armen Binde substanz der Drüsendeckschicht, also der Faserschicht. Die letzteren stellen den am weitesten in der Regeneration vorgeschrittenen Teil des Bindegewebes der Placentarstelle vor; sie bestehen aus kleinen, dichtgestellten runden Stellen, wie dieselben in Fig. 31 bei stärkerer Vergrösserung dargestellt sind.

(Kö.). Ich bezeichne diese Zellen da wo sie in grösserer Menge zusammenliegen als Körnerlage (s. Anm. vor. Seite) und wir werden sehen, dass sich aus solchen Zellen später das Bindegewebe der Placentarstelle allgemein aufbaut. Die Zellen hier bilden den ersten Anfang der später allein vorhandenen Zellgruppe, würden also den Anfang der bleibenden Verhältnisse innerhalb des Bindegewebes darstellen.

Während im Inneren der Zellhaufen der Körnerlage die Zellen sämtlich rundlich oder polygonal sind, findet man am Rande derselben langgestreckte Formen vor (F); es sind das die gleichen, wie ich sie oben als die verschiedenen Formen der Fibroblasten abgebildet habe; es werden daher wohl die Territorien der Körnerlagen sich so herausbilden, dass Gruppen der wandernden Fibroblasten sich zusammenlegen und aus ihren gestreckten und Stern-Formen wieder in die rundlichen übergehen.

Übergangsformen von den Decidua-Zellen zu den Fibroblasten habe ich bis dahin nicht finden können, will aber die Möglichkeit nicht ganz in Abrede stellen, dass auch Decidua-Zellen in die bleibende Zellformen übergehen könnten, wenngleich es mir mit Rücksicht auf die später zu schildernden Vorgänge wenig wahrscheinlich ist.

Endlich wäre noch der lymphoiden Wanderzellen Erwähnung zu thun. Polynukleäre Leukocyten liegen jetzt in allen Teilen des Bindegewebes in verschiedener Menge und Anordnung; ferner erkennt man dieselben in dem auf der freien Fläche liegenden Schleim und sieht sie auch innerhalb des Epithels auf ihrer Wanderung aus der Tiefe nach der freien Fläche.

Mononukleäre, mit Blutkörperchen in allen Stadien des Zerfalles beladene, auch Fetttropfen in verschiedener Grösse und Zahl enthaltend, kommen ebenfalls reichlicher als früher in Gruppen an einzelnen Stellen der Drüsendeckschichte vor (Fig. 31 unten); man bemerkt sie auch zu den Seiten der Placentarstelle,



keineswegs aber jetzt schon in der Zahl, wie wir sie an gleicher Stelle in etwas späterer Zeit kennen lernen werden.

### **Die sechste bis achte Woche nach dem Wurf. Rückbildungsvorgänge innerhalb des Bindegewebes der Schleimhaut.**

Nach und nach beginnen nun — im Verlaufe etwa des zweiten Monats nach dem Wurf — die eigentlichen Rückbildungserscheinungen deutlicher zu werden.

Dieselben nehmen ihren Anfang mit einer allmählichen Reduktion im Bereiche der Bindegewebslage der Placentarstelle, während man in der Epithelschicht der letzteren noch auf einige Zeit eher progressive Veränderungen beobachten kann, insofern hier die Zellen nach völliger Überwachsung der Placentarstelle eher höher und grösser werden, als sie später zu sein brauchen und viele derselben auch vorübergehend eine ziemlich reichliche Fettproduktion erkennen lassen.

Die Figur 15 stellt den Längsschnitt durch Uteruswand und Placentarstelle 6 Wochen post partum dar. Das Stückchen der immer noch ziemlich starken weisslichen Schleimhaut, von dem das betreffende Präparat herrührt, hatte sich bei der Fixierung in Flemmingscher Lösung etwas kontrahiert, daher erscheint denn auch der Durchschnitt verhältnismässig stark.

Bereits die Lupenvergrößerung lehrte, dass auf der Oberfläche der Placentarstelle stärkere Lagen reichlich fetthaltiger Zellen liegen müssen und das Mikroskop zeigt, dass jetzt die ganze Placentarstelle nicht nur von Epithel vollkommen überzogen ist, sondern, dass dieses Epithel auch zum Teil aus grossen Zellen besteht, welche in gleicher Weise, wie die der seitlichen Abschnitte mit Fett vollgepfropft sind. Die eigentümliche regelmässige Anordnung der Fettkörnchen ist in einem Teil der Zellen hier sehr deutlich, in anderen sind grössere Fettklumpen vorhanden.



Neben den fetthaltigen grossen Epithelzellen kommen auch kleinere vor, deren Fettinhalt geringfügig ist und sich meist auf einen Kranz von Tropfen um den Zellkern herum beschränkt; und endlich findet man auch grössere und kleine schmale cylindrische Epithelzellen, die vollkommen fettfrei sind und von denen die letzteren durchaus mit den Zellen der bleibenden Epitheldecke übereinstimmen, auch als solche anzusehen sind. Die bei gleicher Vergrösserung, wie Fig. 29 gezeichnete Fig. 30 — mitten aus der Placentarstelle des eben besprochenen Uterus von 6 Wochen genommen — zeigt trotz nicht übermässig starker Vergrösserung bereits diese Unterschiede im Epithel.

Auch die Bindegewebslage der Placentarstelle weist einzelne Veränderungen auf, welche den bleibenden Verhältnissen schon näher kommen. Unter dem Epithel hat sich jetzt eine nahezu vollkommene Lage kleinzelligen in der Figur grau getüpfelten Bindegewebes, also eine Körnerlage (Kö), gebildet, welche als solche erhalten wird und die in der Tiefe der Bindegewebsschichte belegenen Drüsen haben in ihrem Volum ziemlich normale Verhältnisse wieder erreicht, während sie in früherer Zeit sehr erheblich erweitert waren. Die Ausführungsgänge derselben nehmen ebenso wie die oberflächlichen Teile der Drüsen selbst auch hier an der Fettproduktion Teil.

In der Mitte zwischen Epithel und Drüsen ist das Gewebe jetzt in einer entschiedenen Rückbildung begriffen, welche wesentlich die Decidua-Zellen betrifft. Die Ausbreitung der letzteren geben die gelben Flächen der Fig. 30 an, doch sind die Veränderungen der Zellen selbst bei der schwachen Vergrösserung nicht zu erkennen. Dieselben fangen an, die Zeichen einer langsamen Zerstörung zu zeigen, die sich zuerst in einer Veränderung der Kerne bemerkbar macht. Die Kerne werden entschieden kleiner, unregelmässiger in der Form, stärker färbbar, um dann allmählich in Bröckel zu zerfallen in ganz ähnlicher Weise, wie man auch innerhalb der Placenta schon den Zerfall

eines Teiles der Zellen beobachtet. Häufig findet man auch, dass in den vielkernigen Zellterritorien sich die Kerne in Ringen anordnen, die dann eine mediale zerfallende Masse umgreifen.

Die Faserschicht ist so gut wie ganz verschwunden.

Die beschriebenen Erscheinungen sind übrigens auch jetzt erst im Beginn und treffen vorläufig nur einen Teil der Decidua-Zellen; sie gehen aber rasch weiter, da man schon 2 Wochen später auch von den Deciduazellen nichts mehr vorfindet.

Bemerkenswert erscheinen in dem Präparat die Verhältnisse des Gefässsystemes, insofern man viele stark erweiterte Gefässe in der Bindegewebslage sieht, die ich in dieser Form in anderen Objekten aus späterer Zeit vermisste; sie sind in der Figur als blaue Felder wiedergegeben. Neben den gefüllten Gefässen kommen dann in den Schnitten grössere Flächen von extravasierten roten Blutkörperchen vor; nun finden sich zwar in früherer Zeit schon stets kleine Extravasate im Bindegewebe vor, da man aber von jetzt an auch eine stärkere Zunahme der blutkörperchenhaltigen Zellen verzeichnen kann, so liegt die Annahme nahe, dass das Blut frisch extravasiert ist, und dass dies wieder im Zusammenhang steht mit einer zeitweiligen Dilatation der Blutgefässe.

Im Laufe der zweiten Hälfte des zweiten Monats gehen nun derart erhebliche Veränderungen am Uterus vor sich, dass ein solcher am Ende desselben ein Aussehen bietet, welches in mancher Beziehung den bleibenden Verhältnissen sehr nahe kommt.

Der Uterus im ganzen ist jetzt deutlich kleiner geworden und bereits am uneröffneten Uterus pflegen sich die Placentarstellen als schmale dunkle Bänder kenntlich zu machen. Eröffnet man den Uterus durch einen Längsschnitt, so bieten Placentarstelle und die anschliessenden Teile ein Bild wie es in Fig. 7 in natürlicher Grösse von einem Uterus der achten Woche dargestellt ist: Die Schleimhaut im ganzen besitzt noch ein gelb-

lich-weisses Aussehen, doch ist die weisse Fläche schon von kleinen hellrosa Inseln durchbrochen.

Gegen die Placentarstelle hin wird die Schleimhaut stärker weisslich, so dass man hier von den Unterbrechungen weniger bemerkt.

An dem Placentarstellenrande pflegen stärkere verfettete Schleimhautzotten zu sitzen, die sich vielfach über denselben herüber lagern; sie geben ihm so den auch in der Figur gezeichneten unregelmässigen Kontur, während er thatsächlich ziemlich scharf abgeschnitten erscheint, wie man erkennt, wenn man die zottenförmigen Anhänge vorsichtig abhebt.

Die Oberfläche der Placentarstelle erscheint schon jetzt tief dunkel in der Farbe; die Schnitte lehren, woher die neue Färbung rührt, sie beruht auf Ansammlung von Blutkörperchen haltenden Zellen in der Bindegewebsschicht der Schleimhaut.

In den Epithelien noch vorhandenes Fett ist makroskopisch in Gestalt weisser Inseln auf der Oberfläche der Placentarstelle zu erkennen.

Fig. 16 ist ein Durchschnittspräparat des eben beschriebenen Uterus. Schon die Grösse der Figur zeigt am besten die erhebliche Reduction in der Stärke der ganzen Uteruswand.

Im übrigen lehrt ein Vergleich mit den vorausgegangenen entsprechenden Durchschnitten, dass jetzt zum ersten Male sich die Placentarstelle nicht durch die Anordnung des Gewebes, aus dem sie sich aufbaut, von den angrenzenden Teilen der Uterusschleimhaut unterscheidet, sondern wesentlich nur durch ihre eigentümliche Färbung, allenfalls durch eine gewisse Unregelmässigkeit des oberen freien Schleimhautrandes.

Die bei etwas stärkerer Vergrösserung gezeichneten Figuren 32, 33, 34 sind nach Präparaten von einem anderen Uterus, aber ebenfalls aus der achten Woche hergestellt, der nicht mit Osmiumlösung sondern — und zwar uneröffnet — mit Pikrin-

säure fixiert war. Infolge dessen erscheinen in den Präparaten auch die fetthaltigen Epithelzellen nicht schwarz, sondern auffällig hell.

Fig. 32 ist ein Schnitt durch die Placentarstelle, die ein Bild zeigt, das dem der fertigen Rückbildung sehr nahe kommt. Die Epithelien sind an der betreffenden Stelle ganz niedrig und fettfrei, nur hier und da einmal eine Gruppe von fetthaltigen Zellen dazwischen (bei a). In der Bindegewebslage finden sich, und zwar herdweise angeordnet, Gruppen von Wanderzellen, welche mit Blutkörperchen in allen Stadien des Zerfalles vollgepfropft sind; einzelne der Zellen können bis in die Muskelage vorgeschoben sein. Wahrscheinlich liegt jetzt auch ein Teil der gelben Körner frei im Gewebe.

Die Anhäufung des Pigmentes ist in anderen Fällen noch viel erheblicher als in dem gezeichneten.

Die Bindegewebslage selbst ist gegen früher total verändert, indem dieselbe weder Infiltration mit kleinen vielkernigen Leukocyten, noch eine Faserschicht, noch endlich Decidua-Zellen erkennen lässt. Es besteht vielmehr die ganze Wand, abgesehen von dem Pigment, aus den Zellen, die wir oben als Körnerlage bezeichnet haben, sie kommt also auch hierin dem gewöhnlichen Bilde sehr nahe.

Vergleicht man mit diesem Schnitt einen solchen aus der Mitte zwischen zwei Placentarstellen (Fig. 33), so findet man als Unterschied die fetthaltigen Epithelien, die an dem Pikrinsäure-Präparat als heller Saum erscheinen und fast den ganzen freien Rand einnehmen. Besser als an dem eröffneten und osmierten Präparat sieht man hier an dem nicht geschwärzten und in situ fixierten, dass zwischen den fetthaltigen Zellen fettfreie, wenn auch jetzt noch spärlich liegen. Sie finden sich meist in kleinen Vertiefungen und besonders regelmässig an den Mündungsstellen der Drüsen, von denen vielleicht auch fettfreie Zellen sich auf die Oberfläche herüberschieben mögen. Im



übrigen weist der Schnitt soviel Übergangsformen zwischen grossen fetthaltigen und kleinen fettfreien Zellen auf, dass an einem Übergang der ersteren in die letzteren nicht zu zweifeln ist.

Auch Wanderzellen mit Blutkörperchen kommen, wenn auch viel spärlicher als an der Placentarstelle, hier vor. An Längsschnitten durch die Uteruswand sehe ich (Fig. 34), wie dieselben vielfach in lange glatte Längsreihen angeordnet erscheinen, so dass man wohl in der Annahme nicht fehl geht, dass diese Zellgruppen in Bewegung befindlich sind; nun kommt die riesige Ansammlung dieser Zellen an der Placentarstelle in sehr kurzer Zeit zu stande und die eben beschriebenen Bilder lassen sich wohl am einfachsten erklären, wenn man annimmt, dass auch von weiterher Zellen mit Pigment nach der Placentarstelle wandern können. Für die entgegengesetzte Annahme habe ich in meinen Präparaten keine Stütze gefunden.

Es sei übrigens an dieser Stelle auch die Frage wenigstens gestreift, wie die blutkörperchenhaltigen Zellen in das Bindegewebe des Kammerteiles hineinkommen. Irgend welche grösseren Extravasate habe ich bis dahin in demselben nicht gefunden, es werden also die Blutkörperchen nicht in loco von den Wanderzellen aufgenommen sein können, die Aufnahme muss vielmehr an anderer Stelle erfolgt sein und die Zellen sind mit ihrem Inhalt in den Kammerteil eingewandert. Hierzu würden denselben zwei Wege offen stehen: einmal könnten sie durch das Epithel oder auch von der Placentarstelle aus in das Extravasat an der Oberfläche der Schleimhaut gelangen und dann durch das Epithel zurückwandern; oder sie können von dem Bindegewebe der Placentarstelle, wo sie ihren Inhalt aufgenommen haben, nach dem Kammerteil auswandern, um dann später wieder zur Placentarstelle zurückzukehren. Da ich innerhalb des Epithels niemals Zellen mit Blutkörperchen finde, so würde ich vorläufig den zweiten Modus als den wahrscheinlicheren annehmen.



Im übrigen fällt jetzt an den Schnitten an Unterschieden gegenüber dem nicht puerperalen Uterus, abgesehen von dem Epithel eigentlich nur noch ein System von Lymphräumen auf, in welchem auch Blutkörperchen haltende Zellen vorkommen wie sie in der Fig. 33 dargestellt sind.

Bemerkt sei endlich auch, dass sich im vorliegenden Stadium reichlich Mastzellen in den Schnitten zeigen, die überhaupt auch sonst vielfach und in allen Teilen der Uteruswand nachweisbar sind; ich habe dieselben aber in der Figur nicht eingetragen.

Alles in allem kann man sagen, dass die Veränderungen am Ende des zweiten Monats sehr hochgradige sind und sich in einer vollkommenen Umgestaltung der Bindegewebslage dokumentieren.

### **Die Rückbildung der Epitheldecke im dritten Monat nach dem Wurf.**

Die Rückbildung der Bindegewebsschicht erfolgt, wie wir eben sahen, an der Placentarstelle wesentlich im Laufe des zweiten Monats; sie wird übrigens aber auch in dieser Zeit keine definitive, indem immer noch Unregelmässigkeiten und Rauigkeiten an der Oberfläche der Placentarstelle übrig bleiben, welche durch Unebenheiten in dem Relief des Placentarbindegewebes bedingt sind.

Doch pflegen durch Abstossung nekrotisch gewordener Teile diese Unregelmässigkeiten sich jetzt mehr und mehr auszugleichen und der Uterus sich noch weiter zu verkleinern.

In der allgemeinen Epitheldecke des Uterus ausserhalb der Placentarstellen erscheinen aber die ersten ausgiebigeren Veränderungen, die den Übergang zu dem gewöhnlichen Bau der Uterusschleimhaut anbahnen, erst im Laufe und namentlich gegen Ende des dritten Monats.

Sie bestehen im wesentlichen darin, dass das bis dahin durch seinen enormen Fettgehalt charakterisierte Epithel durch ein fettfreies ersetzt wird.

Hat diese Umwandlung nur einigermaßen an Ausdehnung gewonnen, so ist es leicht, dieselbe bereits am frisch eröffneten Uterus zu konstatieren. Je weiter sie vorgeschritten ist, um so mehr erscheint frisch die Innenfläche der Schleimhaut wieder rosa gefärbt, nicht gelbweiss, wie früher; und auf dieser rosa Grundlage sitzt als Rest der verfetteten Epithelien dann ein bald stärkeres, später schwächeres Netzwerk von gelben Linien, die Reste der verfetteten Epithelien; bei Behandlung der Schleimhaut mit Osmium bekommt man am fertig fixierten Präparat ein höchst zierliches schwarzes Netz auf grauer Grundlage, das meist gegen die Ränder der Placentarstelle dichter wird, sich hier auch am längsten hält.

Die Fig. 9 soll diese Verhältnisse illustrieren. Sie ist nach einem Stückchen Uterus von 13 Wochen nach dem Wurf gezeichnet, das in Flemmingscher Lösung fixiert und erst nach folgender Alkoholbehandlung durch einen Längsschnitt mit dem Rasirmesser halbiert wurde. Die obere Hälfte ist abgenommen und man sieht von oben in die eröffnete Halbrinne des Uterus hinein. Die Placentarstelle, die inmitten des Stückes enthalten war, liegt zwischen den Sternchen; sie erscheint vorwiegend grau mit wenig schwarzen Stellen, d. h. es ist nur noch wenig Fett in ihrem Oberflächenepithel vorhanden. Zu den Seiten derselben erscheint auf der Oberfläche schwarzes Netzwerk, das je näher der Placentarstelle um so dichter wird. Es zeigt die Stellen an, an welchen innerhalb deren auch hier das Epithel noch fetthaltig war, durch die Osmiumbehandlung geschwärzt ist.

Die Schleimhaut ist also jetzt im Begriff, sich des Fettgehaltes ihrer Epithelien zu entledigen; wie das geschieht, lehren die Schnittpräparate.

Ich gebe von diesen ein bei Lupenvergrößerung gezeichnetes Präparat, zur Orientierung über die allgemeinen Grössenverhältnisse in Fig. 17 wieder. Man erkennt die starke Reduktion der gesamten Uteruswand; dieselbe ist jetzt so weit gediehen, dass sie vollkommen dem normalen, d. h. dem nicht trächtigen, nicht tragenden und nicht frisch puerperalen Uterus entspricht.

Die Schleimhaut ist dünn und zeigt entsprechend dem Flächenbild am Osmiumpräparat die Epithellage als unterbrochene schwarze Linie. Die schwarzen Stellen haben noch fetthaltiges Epithel, an den hellen Lücken dazwischen ist das Epithel schon fettfrei. Die Placentarstelle ist etwas unregelmässiger im Rand. An einzelnen Stellen der Vorsprünge ist es schwer, die sonst überall vorhandene Epithellage mit Sicherheit zu bestimmen. Es wäre nicht unmöglich, dass auch jetzt noch hier und da, z. B. mit Entfernung von Fettzotten, es zur Bildung kleiner Epitheldefekte käme; doch muss ich auch die Möglichkeit offen lassen, dass eine trotzdem vorhandene dünne auf schräg durchschnittener Fläche liegende Epithelschicht sich der Beobachtung entzieht, messe auch der Frage keine weitere Bedeutung bei.

Das Bindegewebe der Placentarstelle ist dicht durchsetzt mit den bekannten Formen der Blutkörperchen haltenden Zellen.

Der Weg, auf welchem die Schleimhaut sich des Fettgehaltes ihrer Epithelzellen entledigt, scheint ein mehrfacher zu sein; er stimmt im wesentlichen mit dem überein, was man schon in früherer Zeit hier und da von Beseitigung des Fettes beobachtet: bei einem Teil der Zellen wird der Inhalt von Fettkörnchen wohl auch jetzt noch nach aussen einfach ausgestossen und das Fett mit dem Drüsensekret entleert. Dabei kommen dann im Schnittpräparat ähnliche Bilder zu stande, wie sie aus früheren Stadien — den ersten Anfang des Fettschwundes zeigend. — z. B. in Fig. 33 gegeben sind.

Ein anderer Teil des Fettes wird, ebenso wie früher an der

Placentarstelle, von den Epithelzellen nach unten gegen das Bindegewebe entleert und hier von Wanderzellen aufgenommen.

Endlich finde ich aber auch Bilder, welche dafür sprechen, dass ganze Gruppen von Epithelzellen im Zusammenhange losgelöst und nach oben gegen die freie Fläche abgestossen werden können. Es treten bisweilen kleine Gruppen von Zellen, welche mit Fett dicht gefüllt sind, wie in Form von Knospen über die freie Fläche vor, so dass sie durch einen verdünnten Stiel nach unten festgehalten werden. In anderen Fällen sieht man unterhalb einer Reihe fetterfüllter Zellen fettlose Epithelien liegen: beide Bilder sind ja für Abstossung der oberflächlich liegenden Zellen nicht direkt beweisend, legen aber doch die Annahme einer solchen sehr nahe.

Auf alle Fälle geht aus dem eben Beschriebenen hervor, dass die Rückführung des Epithels auf den gewöhnlichen fettfreien Zustand nicht etwa in einer allmählichen Abnahme des Fettgehaltes der Epithelzellen im allgemeinen besteht, sondern dass es bestimmte Stellen sind, an denen zuerst das gesamte Fett aus den Zellen schwindet, während es in anderen neben gelegenen noch voll erhalten bleibt. So kommt das eigentümliche Flächenbild von Feldern und Streifen zu stande, das wir beschrieben; nach und nach werden dann die fettfreien Stellen immer grösser, die Fettstreifen sparsamer und schliesslich ist nach etwas mehr als einem Vierteljahr das Fett wieder vollkommen aus der Epitheldecke geschwunden. Die Uterindrüsen sind jetzt so klein, dass sie mit schwacher Lupenvergrösserung nicht mehr zu zeichnen sind.

In den folgenden Wochen schreitet die Rückbildung des Epithels dann rasch weiter. An einem Uterus aus der sechszehnten Woche nach dem Wurf finde ich dasselbe fettfrei, es bietet alsdann der Uterus auf Schnitten an der Placentarstelle ein Aussehen, wie es in Fig. 35 bei stärkerer Vergrösserung dargestellt ist: ein cylindrisches Epithel an dem ich übrigens

an meinem Präparate keine Flimmern erkennen kann; unter demselben eine aus kleinen rundlichen und spindelförmigen Zellen bestehende Bindesubstanz also eine vollkommene Körnerlage, in deren Tiefe die Schläuche der Uterindrüsen liegen, von denen in der Figur nur Ausführungsgänge angegeben sind. In dem Bindegewebe liegen Massen von Wanderzellen, die zum Teil noch gelbes zum Teil schwarzes Pigment enthalten. Das letztere ist hier nun nicht mehr auf Fett zurückzuführen, sondern ist das Umwandlungsprodukt der roten Blutkörper, wie es seit den Untersuchungen von Langhans bekannt ist. Es kommt jetzt auch neben den Zellen frei im Bindegewebe vor.

Den gleichen Bau, wie er eben geschildert ist, behält die Placentarstelle nunmehr bei, bis eine neue Brunst und Trächtigkeit eintritt.

An den Seiten neben der Placentarstelle ist das Bild im wesentlichen das gleiche, nur fehlt das Pigment; dies ist eben nur an der Placentarstelle vorhanden und demgemäss erscheinen diese am frisch eröffneten Uterus auch, wie seit langem bekannt, als dunkle Querbänder.

### Die neue Brunst.

Nachdem das Fett aus den Epithelzellen der Uterinschleimhaut vollkommen geschwunden ist, treten nunmehr Veränderungen in der Schleimhaut auf, welche zur neuen Brunst der Hündin führen; sie zeigen sich verschieden früh, abhängig von der Jahreszeit, vom Futter, vom Alter und der individuellen Disposition der Tiere.

Die frühesten Erscheinungen, die ich beobachtete, fallen in die Zeit etwa der 16 — 17. Woche nach dem Wurf und es bestehen dieselben in dem Auftreten der Sharpey-Bischoffschen Krypten der Uterusschleimhaut, von denen ich früher nachgewiesen habe, dass sie eben ein Zeichen der Brunst sind;



zugleich tritt eine erneute Schwellung der Uterinschleimhaut auf, die mit einer Vergrößerung und stärkeren Schlängelung der Uterindrüsen und einer Erweiterung der subepithelialen Kapillaren einhergeht.

Es sind diese Erscheinungen so augenfällig, dass dieselben zum Teil schon bei Lupenvergrößerung stark hervortreten. Fig. 18 ist der Durchschnitt durch den Uterus einer Hündin von 18 Wochen nach dem Wurf. Das Tier liess in den letzten Tagen, ehe es getötet wurde, bereits die deutlichen Zeichen der neu einsetzenden Brunst erkennen.

Ebenso konnte man den uneröffneten Uterus an seinem Kaliber als einer brünstigen Hündin entstammend bestimmen; als er eröffnet war, liess die Schleimhaut die eigentümliche Schwellung erkennen, die man während der Brunst beobachtet.

Der Schnitt zeigt, verglichen mit 16 und 17, die starke Dickenzunahme der Schleimhaut, die Entfaltung der langen und die Neubildung der kurzen Uterindrüsen; man erkennt jetzt die Drüsen wieder mit der Lupe, so stark sind sie geworden.

Die Krypten selbst machen sich zuerst bemerkbar in einer nur bei starker Vergrößerung sichtbaren eigenartigen Stellung der Epithelzellen. Diese fangen an, sich an einzelnen Stellen der Epitheldecke zu kleinen Knospen anzuordnen, indem ein Teil der Zellen sich verlängert und mit den oberen Enden zu konvergieren beginnt. Man findet diese Veränderung vielfach und in anfänglich sehr unregelmässiger Anordnung in dem Epithel vor; bald werden die Knospen ausgesprochener und schieben sich mit ihrem unteren Rande gegen die Bindegewebslage vor; wird das stärker, so entstehen natürlich kleine Epithelzapfen, die sich dann in weiterem, auch nicht einmal übermässig starkem Wachstum zur Krypta verlängern.

Man unterscheidet an diesen wieder vielfach einen trotz der Kürze des ganzen Gebildes sehr deutlichen Halsteil, der in seinen Zellen vollkommen mit dem Oberflächenepithel überein-

stimmt, von einem Endabschnitt, dessen Zellen kleiner sind und an Pikrinsäure-Präparaten sich in Karmin stärker färben.

Unter dem Epithel liegt eine ziemlich regelmässige Schicht von Kapillaren während im übrigen die Veränderungen im Bindegewebe kaum wesentliche sind.

Mit dem Eintreten der neuen Brunst setzt eine neue Geschlechtsperiode ein, die verflossene hat ihren vollkommenen Abschluss erfahren; es kann demgemäss hier in der Beschreibung der Präparate abgebrochen werden.

### Übersicht über die gesamten Rückbildungsvorgänge der Schleimhaut nach dem Wurf.

Nachdem im Vorausgehenden wesentlich eine Schilderung der Präparate gegeben, wollen wir nunmehr eine zusammenhängende Übersicht über den Rückbildungsvorgang der Schleimhaut des Hundeuterus post partum zu liefern versuchen.

Wir haben dabei unseren Ausgang wieder von denjenigen Bildern zu nehmen, die uns der Uterus in seinen verschiedenen Teilen unmittelbar nach dem Wurf zeigt.

Sofort nach dem Ausstossen eines Jungen erfolgt in der betreffenden Eikammer die Loslösung der Placenta und der anhängenden zugehörigen Eihäute, und es werden dieselben nach aussen entleert; nach Entfernung der letzten derselben stellt der Uterus einen weiten schlaffen Sack dar, der nur insoweit kontrahiert ist, dass eine erhebliche Blutung aus den inter partum durchrissenen Gefässstümpfen verhindert wird.

Der eröffnete Uterus zeigt an seiner Innenfläche die ödematöse Schleimhaut mit weissgelblicher Oberfläche, die unterbrochen wird von den breiten Ringen der Placentarstellen; auf diesen pflegt der dunkelgrüne blutgemischte Inhalt der Uterinhöhle stärker zu haften, nach Entfernung desselben kommt auch hier die gleiche weissgelbe Färbung zu Tage.

Äusserst charakteristisch ist nun das mikroskopische Bild, welches uns die Durchschnitte einer solchen Uteruswand gewähren. Da lässt sich zuerst für das Epithel feststellen, dass dasselbe unmittelbar nach dem Wurf die Innenfläche des Uterus in ihrer ganzen Ausdehnung überzieht; ein wesentlicher Unterschied zwischen der Placentarstelle und dem neben dieser belegenen Kammerteil ist in dieser Beziehung nicht vorhanden.

Der Epithelüberzug ist übrigens insofern erklärlich, als in dem Kammerteil dem Eisack während der ganzen Tragzeit ein intaktes Uterusepithel gegenüberlag und als die Loslösung der Placenta inmitten von Drüsenräumen erfolgt, die ebenfalls ihr Epithel erhalten haben und von denen der Epithel bekleidete Boden als Teil der neuen Uterusoberfläche zurückbleibt.

Was den feineren Bau dieser Epithelien anlangt, so sind dieselben einmal durch ihre erhebliche Grösse, dann aber namentlich durch ihren ganz enormen Fettgehalt gekennzeichnet. Letzterer ist so bedeutend, dass er das mikroskopische Bild der Innenfläche der Uterusschleimhaut, die gelbweisse Färbung desselben bedingt.

Wie ist diese eigentümliche Erscheinung zu erklären? In erster Linie wohl so, dass wir es hier lediglich mit einem Überbleibsel aus der Zeit der Gravidität zu thun haben, da sie bereits während dieser einsetzt; so weit ich bis dahin beurteilen kann, hat das Fett für die Zeit des Puerperiums kaum noch eine besondere Aufgabe zu erfüllen, wobei allerdings dann wieder auffällig ist, dass es sich während desselben so ausserordentlich lange in den Epithelien erhält. Erst der letzte Rückbildungsvorgang der gesamten Schleimhaut ist es, wenn das Epithel sich seines Fettgehaltes entledigt, nachdem z. B. die Bindegewebslage bereits lange wieder in ihren Ruhezustand zurückgekehrt ist.

Es war naheliegend nach einem Zusammenhange der Fett-

bildung der Uterinschleimhaut mit der Laktation zu suchen; ein solcher ist aber, wie es scheint, durchaus nicht vorhanden.

Ich habe wenigstens mehrfach die Uteri von Hündinnen aus gleicher Zeit nach dem Wurf verglichen, von denen der eine einem säugenden der andere einem nicht säugenden Tier entnommen war; bemerkenswerte Unterschiede festzustellen ist mir aber niemals gelungen.

Anm. Die Fettbildung der Epithelien während der Gravidität ist selbstverständlich eine Erscheinung ähnlich derjenigen, die Bonnet (3) für die Wiederkäuer in seiner Arbeit über die Uterinnmilch beschrieben hat. Immerhin bietet sie auch in dieser Beziehung mancherlei des Auffälligen. Da ich nun in der zuständigen Litteratur über die eigenartigen Verhältnisse des fetthaltigen Uterusepithels und namentlich über seine Beziehungen zu dem Chorionsack der Hündin nichts erwähnt finde, habe ich mich mit Beziehung auf die vorstehend mitgetheilten Untersuchungen etwas eingehender mit dem Gegenstand befasst. Die Fettproduktion beginnt bereits in der Mitte der Tragzeit; sie geht nach meinen Beobachtungen auf der ganzen Oberfläche der Uterinschleimhaut im Bereiche des Kammerteiles und in dem Epithel der spongiösen Drüsenräume gleichmässig reichlich vor sich, setzt auch stellenweise, wenn auch nicht so bedeutend in den Uterindrüsen ein. Allein aber in den spongiösen Drüsenräumen kommt es zu einer ausgiebigeren Aufnahme des Fettes durch die fötalen Zellen; das neben der Placenta belegene Chorion fügt sich der Uteruswand zwar innig an, es gelang mir aber auch anfänglich an Osmiumpräparaten nicht, einen nennenswerten Übergang von Fett aus den Uterusepithelien in das Chorionektoderm nachzuweisen. Erst neuerdings sehe ich in Schnittpreparaten reifer dem Wurfte nahe Eisäcke — am Flächenbilde treten die Unterschiede weniger hervor — dass an einzelnen Stellen doch ein solcher Übergang in stärkerem Maasse stattfinden kann. Es heben sich nämlich auf den Schnitten an dem Chorionepithel Gruppen von Zellen durch ihre Grösse und Färbung sehr auffällig von der Gesamtmasse ab. Die Zellen erscheinen stark verlängert, so dass die ganze Gruppe wie ein kleiner Hügel vorspringen kann. Die vorderen freien, gegen das Uterusepithel belegenen Enden können unregelmässig, wie ausgefranst erscheinen und sich zum Teil fast mit dem gegenüberliegenden Uterusepithel verbinden. Hier finde ich denn auch einen Übergang von Fett vom Uterus auf den Fötus und sehe in der ganzen Eigenart des Baues eine Einrichtung, die die Ernährung des Fötus unterstützen hilft. Ich möchte die Gruppen der eigentümlich veränderten Ektodermzellen als Kammerteil-Zotten den Placentarzotten gegenübersetzen, eine Bezeichnung, die hier natürlich nur nach der Funktion und nicht nach der Form der betreffenden Teile gewählt ist.

Man darf demgemäss auch hier den nicht placentaren oder Kammerteil des Chorion nicht lediglich als Hülle des Embryonalkörpers ansehen, sondern würde eine Einrichtung vor sich haben, die an diejenigen anderer Säuger er-



innert, bei denen die gesamte Chorionoberfläche oder wenigstens ein grösserer Teil derselben der Resorption von Sekreten diene, die vom Uterus abgesondert werden. Die Reste einer solchen Einrichtung stellen dann die Kammerteil-Zotten dar, während im übrigen im Bereiche der Eikammer zwar noch eine sekretorische Veränderung der Uterinepithelien vorkommt, aber nur eine sehr geringe Ausscheidung des Sekretes und entsprechend wenig Aufnahme durch das Ektoderm.

Ob eine vollkommene Verschmelzung oder Verwachsung des Chorion-ektodermes mit dem Uterusepithel, die ich hier und da an kleinen cirkumskripten Stellen finde, in den Bereich des normalen gehört, vermag ich für jetzt nicht zu entscheiden.

Die Schleimhautepithelien vermögen dann offenbar nach dem Wurf nicht so rasch sich ihres Fettgehaltes zu entledigen, sondern derselbe erhält sich während des Puerperiums noch auf länger, ohne dass für die letzte Zeit eine besondere Bedeutung desselben nachzuweisen wäre.

Das Bindegewebe neben der Placentarstelle ist nach dem Wurf ungemein locker, ist stark serös durchtränkt und zeigt erweiterte Lymphräume.

An der Placentarstelle selbst ist in dem Bindegewebe der tieferen Teile kaum eine erhebliche Veränderung zu verzeichnen.

Das Bindegewebe über den Drüsen — die Drüsendeckschicht — besteht zumeist aus Bündeln feinsten Fibrillen, die nur bei sorgfältiger Behandlung hervortreten und zwischen die mehr oder minder reichliche fixe Bindegewebszellen eingelagert sind. Ich habe zum Unterschied von anderen später auftretenden Binde substanzformationen dies Gewebe in seiner Gesamtheit als die Faserschicht bezeichnet. Fast die ganze Drüsendeckschicht wird jetzt von dem Gewebe der Faserschicht eingenommen und nur spärlich kommen vorläufig in derselben grosse Zellen vor, die Zellen der Decidua puerperalis, die dann allerdings bald eine sehr erhebliche Vermehrung erfahren.

Es sei hier gleich zugefügt, dass die Uterindrüsen von vorn herein sowohl an der Placentarstelle als neben dieser im Kammerteil vollkommen erhalten sind; im Kammerteil persistieren dieselben überhaupt während der ganzen Tragzeit und an der



Placentarstelle gehen zwar die oberen Abschnitte verloren, es bleibt aber in dem, was ich als die tiefe Drüsenschicht der Placenta bezeichnet habe, soviel von den Drüsen erhalten, dass man ebenfalls eine so gut wie zusammenhängende Drüsenlage findet, deren einzelne Teile meist stark erweitert sind und mit Blutkörpern angefüllt sein können, die im übrigen aber kaum verändert sind, demnach auch weiterhin wenig Umwandlungen zu erleiden brauchen.

Bereits im Laufe des ersten Tages nach dem Wurf setzen dann Veränderungen an der Placentarstelle ein, indem die Epithelien derselben wenigstens zum Teil abgestossen werden. Sie bilden mit Blut und Schleim die Detritusmasse, die oberhalb der Placentarstelle liegt.

Die Abstossung des Epithels schreitet dann in den nächsten Tagen nach dem Wurf in sehr unregelmässiger Weise vor, so dass man sogar an den verschiedenen Placentarstellen des gleichen Uterus sie in sehr variabler Weise finden kann; während bei der einen nahezu der gesamte Epithelüberzug fehlt, ist er bei der neben liegenden in grösserer Ausdehnung vorhanden. Vielleicht verhalten sich die einzelnen Placentarstellen überhaupt insofern ungleich, als einmal mehr einmal weniger vom Epithel abgestossen wird.

Mag aber die Abstossung noch so weit gediehen sein, immer bleiben Inseln von fetthaltigen Epithelien erhalten; zum Teil geschieht dies in Gestalt der Drüsenmündungstrichter, dann aber auch ohne Zusammenhang mit den Drüsen. Und bereits unmittelbar nach Abstossung einzelner Epithelbezirke beginnt von den erhaltenen Stellen die Überdeckung des dann freiliegenden Bindegewebes mit neuen Epithelzellen, die sich unter starker Abplattung und Verlust des Fettes von den Rändern der Defekte aus über diese herüber schieben.

Dies geschieht sowohl von den Kanten der Placentarstelle aus, als von den Epithelinseln auf der Fläche der Placentarstelle.

Es sind das Erscheinungen, die, wie ich bereits früher (13) bemerkte und wie auch Kiersnowski betont hat, vollkommen mit dem in Übereinstimmung sind, was man von der Ersetzung der Epitheldefekte bei der Wundheilung weiss; es sind die gleichen, wie sie, nur in viel beschränkterem Massstabe, bei der Regeneration des Epithels im Nageruterus post partum ablaufen und dort von mir früher beschrieben sind.

Auch in dem oberflächlichen Bindegewebe der Placentarstelle — in der Drüsendeckschicht (die Terminologie vergl. oben die Anmerkung p. 366). — treten jetzt sehr augenfällige Veränderungen ein; ein Teil der Bindegewebszellen über und zwischen den Drüsen vergrössert sich und wandelt sich in die Form der Zellen der Decidua puerperalis um, deren Zahl er so rasch vergrössern hilft. Es ist das ein Vorgang, der von der zweiten Woche nach dem Wurf an bis zur sechsten noch deutlicher wird, der sich aber jetzt bereits sehr gut nachweisen lässt.

Die einmal angelegte Decidua puerperalis wächst rasch weiter, indem den in loco gebildeten und sich dort amitotisch vermehrenden Zellen sich wieder neue anschliessen, welche, ebenfalls rasch wachsend, zugleich aus der Tiefe sich gegen die Oberfläche vorschieben.

Es sind diese grossen, zum Teil vielkernigen Zellen zwar von ganz besonderer Bedeutung für die Rückbildung, sie stellen aber trotzdem in ihrer Gesamtheit nur ein Provisorium dar. Sie nehmen in den ersten Wochen an Zahl so ausserordentlich zu, dass sie einen nicht unbeträchtlichen Teil des Bindegewebes der Placentarstelle bilden, über dem sich zuerst das Epithel vollkommen regeneriert. Wenn sie aber dann eine Weile bestanden haben, fallen sie der Zerstörung wieder anheim, und es erschien mir deshalb ihre Zusammenfassung als Decidua puerperalis ihrer Form und ihrer Schicksale halber nicht unge-rechtfertigt.

Im Laufe der zweiten Woche gehen dann im Epithel und Bindegewebe weitere sehr lebhafte Veränderungen vor sich. Die Oberfläche der Placentarstelle reinigt sich mehr und mehr, es werden grössere oberflächliche Gewebsetsen — Epithel und Bindegewebe — abgestossen, und diese bilden mit dem Sekret der Schleimhaut die reichlichen Detritusmassen, die das Uteruslumen füllen.

Zugleich fangen bereits in dieser Zeit an Veränderungen im Bindegewebe einzusetzen, die im Gegensatz zu der vergänglichen *Decidua puerperalis* nunmehr zur Schaffung bleibender Formen führen.

Es werden nämlich neben den Zellen der *Decidua puerperalis* auch andere Bindegewebszellen der tieferen Lagen mobil, Zellen von den bekannten Stern- und Spindelformen, die ich als Fibroblasten den *Decidua*-Zellen gegenüber gestellt habe, da sie mit den unter diesem Namen bekannten Zellformen vollkommen übereinstimmen. Sie legen sich in grösserer Zahl aneinander, ziehen ihre Fortsätze wieder ein und werden unmittelbar zum Aufbau der bleibenden Uterinschleimhaut verwendet; dieselben erscheinen vorläufig in geringer Zahl um sich späterhin nicht unbeträchtlich zu mehren; sie bilden in ihrer Gesamtheit das, was ich oben als Körnerlage bezeichnet habe, und diese Körnerlage würde dann schon fertige Schleimhautabschnitte repräsentieren.

Warum übrigens in dem einen Falle die Bindegewebszellen der Schleimhaut in die Fibroblasten der Körnerlage, im anderen in die Zellen der *Decidua puerperalis* übergehen, vermag ich nicht zu sagen; ebenso wenig ob nicht doch vielleicht schon die Ausgangsformen der beiden Zellarten verschiedene sind, ohne dass wir sie eben im mikroskopischen Bilde unterscheiden können.

Bei der Besprechung der Bindegewebslage sei endlich bereits jetzt der wandernden Leukocyten Erwähnung gethan, welche ebenfalls weiterhin noch eine erhebliche Rolle spielen; dieselben

überwiegen vorläufig noch als kleine polynukleäre Formen, welche in Gruppen vereint an den verschiedensten Stellen und in variabler Zahl sich vorfinden. Die später auftretenden grösseren mononukleären Zellen mit Einschlüssen von Blut und Fett sind jetzt noch nicht zahlreich, immerhin aber vorhanden.

Von der zweiten bis zur vierten Woche findet eine bedeutende Verkleinerung des ausgedehnten Uterus statt. Erheblich sind dem entsprechend auch die Veränderungen im mikroskopischen Bilde.

Das Epithel überzieht in dieser Zeit diejenigen Abschnitte der Placentaroberfläche, welche ihres Überzuges beraubt waren, wieder nahezu vollkommen; an einzelnen Stellen zwar erst in Form von stark abgeplatteten und vakuolisierten Zellen, die später noch wachsen müssen, um die endgültige Form und Grösse zu erreichen, aber der Überzug an sich ist doch so gut wie fertig. Dabei zeigen auch die dislocierten Zellen einen entschiedenen Ansatz zu neuer Fettproduktion.

Viel eingreifender noch, als im Epithel, sind die Veränderungen im Bindegewebe der Placentarstelle. Hier ist nahezu die gesamte Faserschicht als solche verschwunden; nur in Resten erhält sie sich noch; sie wird ersetzt durch Haufen von sesshaft gewordenen Fibroblasten und ausserdem durch die oben erwähnte weitere Ausdehnung der Decidua-Zellen. Diese, deren Zellterritorien namentlich an Osmium-Präparaten vielfach zusammenfliessen, während sie z. B. an Sublimat-Schnitten sich deutlicher gegen einander absetzen, nehmen jetzt einen grossen Teil der Schnittfläche ein.

Typische Riesenzellen, die man hier und da findet, verdanken ihren Ursprung ebenfalls den Decidualzellen.

Allmählich nehmen jetzt auch die Leukocyten an Zahl zu; die polynukleären sammeln sich in Gruppen, die an der Oberfläche und in der Tiefe der Schleimhaut gefunden werden können.



Ein Teil von ihnen wandert durch das Epithel auf die freie Fläche und wird mit dem Sekret ausgestossen. Eine grössere Zahl findet sich in den Drüsenräumen, ebenfalls zum Untergang bestimmt.

Besondere Vermehrung erfahren aber die grossen mononukleären Zellen, welche die aus den Extravasaten stammenden Reste der roten Blutkörper aufnehmen. Auch sie liegen meist in Gruppen unterhalb des Epithels, finden sich übrigens auch im Bindegewebe der Schleimhaut neben der Placentarstelle vor. Es ist dies ferner die Zeit, von der an sich vielfach Fetttropfen als Inhalt innerhalb der Wanderzellen nachweisen lassen und zwar sowohl allein, als neben den Blutkörperchen. Es kommt dies Fett ebenfalls von aussen in die Zellen, es stammt aus den fetthaltigen Epithelzellen, die sich desselben durch Ausstossung oder Zerfall entledigen. Die mit Blut und Fett beladenen Zellen verlassen dann zum nicht geringen Teil den Ort, an welchem sie beides aufnahmen, um sich, in ihrer Mehrzahl wenigstens, in dem Bindegewebe der Placentarstelle auszubreiten und sesshaft zu machen.

Was wir eben besprochen, wären die Veränderungen des ersten Monats; diejenigen des zweiten bestehen wesentlich in der Rückführung des Bindegewebes zur Ruheform. Es geschieht dies, indem einmal der Rest der noch erhaltenen Faserschicht von Bindegewebszellen durchsetzt und so in seine endgültige Form übergeführt wird; andererseits schwinden in dem Bindegewebe zu gleicher Zeit die Zellen der Decidua puerperalis. Diese gehen zumeist zu Grunde, ein kleiner Teil mag sich in die bleibende Form der Bindegewebszellen umwandeln.

Zugleich beginnt jetzt eine noch stärkere Aufnahme des extravasirten Blutes und des Fettes durch die mononukleären Leukocyten. Da die Extravasate sich wesentlich an der Placentarstelle finden, so liegen auch hier dann bald grössere Ansamm-



lungen der Blutkörperchen haltigen Zellen. Aber auch neben der Placentarstelle findet man geringere Mengen derselben, die späterhin zumeist der Placentarstelle zuwandern. Es häufen sich dann an dieser die pigmentführenden Zellen so an, dass sie derselben das ihr eigene charakteristische dunkle Aussehen verleihen. Das letztere wird um so auffälliger je weiter der Zerfall der gelben Schollen und deren Umwandlung in körniges schwarzes Pigment vorschreitet. Es ist bereits vor Jahren von Solowieff (14) und von Lieberkühn und Altmann (10) beschrieben. Insofern diese pigmentierten Stellen sich dann lange erhalten können, würde man auch von einer Anteilnahme der sie bildenden Wanderzellen an dem Aufbau der Bindegewebslage reden können.

Es handelt sich bei der Pigmentierung der Placentarstelle übrigens um die morphologisch gleichen Vorgänge, wie sie von Bonnet (1 u. 2) für die Uterinschleimhaut des Schafes beschrieben sind; auch ich kenne das von Bonnet untersuchte Objekt aus eigener Anschauung und kann somit die Übereinstimmung der Angaben von Bonnet mit dem von der Hündin beschriebenen am besten bestätigen. Auch bei der Hündin spielen ebenso wie beim Schaf die Wanderzellen, welche die zerfallenden roten Blutkörper aufnehmen, dieselben zu Pigmentkörnchen umwandeln und schliesslich an einer bestimmten Stelle der Uteruswand deponieren, eine ausschlaggebende Rolle. Ich weiche also in dieser Beziehung auch von Kazzander ab, der (6) die Angaben von Bonnet für das Schaf einer teilweisen Nachuntersuchung unterworfen hat. Nach Kazzander findet beim Schaf eine Blutung in das Bindegewebe statt; dann folgt an freien Blutkörpern die Umwandlung in Pigment. Das Blut soll ebenso wie das Pigment nicht von Wanderzellen aufgenommen werden, sondern wo es extravasiert ist, liegen bleiben und sich umwandeln. Dass dem bei der Hündin nicht so ist, lehren die mitgeteilten Thatsachen.

Die Pigmentbildung aus roten Blutkörperchen unter Mitwirkung der Wanderzellen läuft also hier physiologisch in den gleichen Verhältnissen ab, wie sie vor Jahren Langhans (8) auf experimentellem Wege an Extravasaten beobachten konnte und beschrieben hat.

Die Veränderungen während des dritten Monats sind verhältnismässig unbedeutend; sie bestehen im wesentlichen in einer weiteren Volumverringering des gesamten Uterus.

Erst mit dem Ende des Monats, meist sogar im Beginne des vierten beginnt das Epithel neben der Placentarstelle ebenfalls in seinen Ruhezustand zurückzukehren. Während dasselbe bis dahin nur einen geringeren Teil seines Fettgehaltes abgegeben hat, entledigt es sich jetzt dieses Fettes und zwar im wesentlichen durch Ausstossung in das Uteruslumen. Diese Ausstossung erfolgt, indem einmal auch jetzt ebenso wie früher die Zellen ihre Fettkörnchen in den Uterus entleeren oder aber, indem einzelne Zellgruppen in Gestalt kleiner Klumpen aus dem Epithelverbande losgelöst werden.

Nach Entfernung des Fettes aus den Epithelien hat die Uteruswand ihre gewöhnliche Struktur wieder erreicht und es kann alsdann mit dem Eintreten der neuen Brunst eine neue Geschlechtsperiode ihren Anfang nehmen.

Auf einige Punkte, deren bis dahin nicht Erwähnung gethan werden konnte, sei mir endlich gestattet noch besonders die Aufmerksamkeit zu richten; dass ist erstlich das Verhalten der Zell- und indirekten Kernteilungen bei der Regeneration. Es mag auffallen, dass von diesem Gegenstande bis dahin nicht die Rede gewesen ist, es rührt das aber lediglich daher, dass derselbe bei unserem Objekte offenbar eine ganz untergeordnete Rolle spielt. Man kann wenigstens mit den sonst für die Untersuchung der indirekten Kernteilung üblichen Methoden hier von denselben so gut wie gar nichts nachweisen — nur in ganz ver-

einzelten Fällen finde ich überhaupt einmal eine Teilungsfigur —, während sie bei den entsprechenden Vorgängen in dem Nageruterus doch eine merkliche Rolle spielen. Wenn das Gleiche hier der Fall wäre, so würde sich das doch der Beobachtung nicht entziehen können; auch Kiersnowski berichtet, dass ihm im Uterus der Hündin die Auffindung von Mitosen nicht geglückt sei. Da wo man allein eine Zellvermehrung feststellen kann, bei den Zellen der Decidua puerperalis geht diese auf amitotischem Wege vor sich und die Zellen sind jedenfalls vorwiegend dem Untergang geweiht.

Wir müssen demnach die Vorgänge, welche sich bei der Umwandlung der Uterinschleimhaut der Hündin nach dem Wurf abspielen, wesentlich als Rückbildungsvorgänge ansehen; es wird hier bereits während der Tragzeit der Hündin so viel neuen Materiales gebildet, dass dasselbe nicht nur für den mütterlichen Anteil an dem Aufbau der Placenta ausreicht, sondern dass es auch vollkommen für die ganze Reparation der Schleimhaut post partum genügt. Es wird das übrigens auch verständlich, wenn man an der Hand unserer Lupenbilder vergleicht, was an Material unmittelbar nach dem Wurf vorhanden ist und was schliesslich nach Fertigstellung der neuen Uteruswand von demselben als notwendig übrig bleibt. Bemerkenswert erscheint mir dabei besonders und das wäre der zweite hervorzuhebende Punkt, dass trotzdem wir es hier also wesentlich mit Rückbildungserscheinungen zu thun haben, doch bei den Veränderungen des Bindegewebes eine ganze Reihe von Anklängen an diejenigen Formverhältnisse auftreten, die bei der Einheilung von Fremdkörpern beobachtet werden. Ein Vergleich z. B. der Arbeit von F. Marchand (11) mit dem oben Geschilderten wird das ohne weiteres ergeben. Wenn man von den Zellteilungen absieht, die hier fehlen, dort dagegen, wo es sich um reine Neubildungen handelt, vorkommen, so wird man gar manche Übereinstimmungen finden. Hier wie dort die Thätigkeit der Fibroblasten, das

Auftreten von granulierten vielkernigen Zellen, die mononukleären, Fremdkörper aufnehmenden und die von fremdem Inhalt freien polynukleären Wanderzellen seien hier erwähnt. Es schien mir immerhin von einem gewissen Interesse, das festzustellen, einmal im Vergleich mit dem, was oben über das Epithel und über die Ähnlichkeit seines Verhaltens mit demjenigen anderer Epithelien bei der Wundheilung gesagt ist, dann aber weil in Bezug auf die Umbildungen im Bindegewebe die Hündin namentlich anderen Raubtieren gegenüber eine gewisse Sonderstellung einzunehmen scheint, worüber später weiter berichtet werden soll.

Für diesmal möchte ich damit die Arbeit abschliessen. Ich hoffe, dass es mir gelungen sein wird, eine Übersicht wenigstens über die wesentlichen Veränderungen zu geben, welche in dem Uterus der Hündin nach dem Wurf ablaufen; damit würde der Zweck der Mitteilung erreicht sein. Dass bei einem Gegenstand, der so wenig Objekt von Untersuchungen gewesen ist, wie der unserige, mancherlei in den spezielleren namentlich histologischen Fragen für weitere Arbeit offen bleibt, darüber dürfte Niemand im Zweifel sein.

---

## Litteraturverzeichnis.

1. Bonnet, Über Melanose der Uterinschleimhaut bei Schafen. Deutsche Zeitsch. f. Tiermedizin. Bd. 6, p. 419 und Bd. 7, p. 365.
2. Bonnet, Über Eingeweidemelanose. Verhandlungen der physikal.-medizin. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. 24, Nr. 1.
3. Bonnet, Die Uterinmilch und ihre Bedeutung für die Frucht. Beitr. z. Biologie. Jubil.-Schr. f. Bischoff. Stuttgart 1882.
4. Duval, De la régénération de l'épithélium des cornes utérines après la parturition. Comptes rendus de la société de biologie. Ser. IX, T. II, 1890.
5. Fleischmann, Embryologische Untersuchungen. 1. Heft. Wiesbaden, Kreidel 1889.
6. Kazzander, Über die Pigmentation der Uterinschleimhaut des Schafes. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XXXVI, 1890.
7. Kiersnowski, Zur Regeneration des Uterusepithels nach der Geburt. Anatom. Hefte von Merkel und Bonnet. Wiesbaden 1894.
8. Langhans, Beobachtungen über Resorption der Extravasate und Pigmentbildung in denselben. Arch. f. pathologische Anatomie, Bd. XLIX.
9. Langhans, Die Lösung der mütterlichen Eihäute. Arch. f. Gynäkologie, Bd. VIII, H. 2.
10. Lieberkühn, Pigmentbildung der Uterinschleimhaut. Marb. Sitzungsberichte 1877, Nr. 3.
11. Marchand, Untersuchungen über die Einheilung von Fremdkörpern. Ziegler, Beiträge zur pathol. Anatomie, Bd. IV.
12. Strahl, Der Uterus post partum. I. Anatom. Hefte von Merkel und Bonnet. Wiesbaden 1894.
13. Strahl, Die Regeneration der Uterinschleimhaut der Hündin nach dem Wurf. Anatom. Anzeiger, Bd. IX, Nr. 21.
14. Solowieff, Über die Veränderungen der Gebärmutter Schleimhaut bei Hunden während der Brunstzeit. (Citirt nach Hoffmann und Schwalbe. Jahresbericht, Bd. I, p. 204.)



## Figurenerklärung.

Für sämtliche Figuren gelten als gemeinsame Bezeichnungen:

- All.B. = Allantoisbindegewebe
- C. = Kompakte Schicht der Placenta.
- Cap. = Kapillar-Gefäß.
- Ch.E. = Chorion-Epithel.
- Dd. = Drüsendeckschicht.
- Dec. = Decidua puerperalis.
- F. = Fibroblasten.
- K. = Kammerteil des Eisackes.
- Kö. = Körnerlage der Schleimhaut.
- M. = Innere Ringmuskelschicht.
- M'. = Äussere Längsmuskelschicht.
- Pl.St. = Placentarstelle.
- R. = Placentarrand.
- Sp. = Spongiöse subplacentare Drüsenräume.
- T.D. = Tiefe Uterindrüsenschicht.
- U.D. = Uterindrüse.
- U.E. = Uterusepithel.

(Über die anderen Bezeichnungen, die sich hier nicht angegeben finden, siehe im Text.)

Fig. 1—3. Schemata für den Bau der reifen Placenta und die Ablösung derselben.

Fig. 1. Schema der reifen Placenta.

Fig. 2. Loslösung der Placenta von der Uteruswand unter Durchtrennung der Septen, welche die spongiösen Drüsenräume begrenzen. Der obere Teil wird ausgestossen, der untere bleibt zurück.

Fig. 3. Aussehen des unteren Abschnittes, wenn sich nach Ausstossung von Placenta und Eihäuten die Uterusmuskulatur kontrahiert hat.

Fig. 4–7. Placentarstellen aus verschiedener Zeit nach dem Wurf nach frischen Präparaten in natürlicher Grösse gezeichnet. Die Präparate sind sämtlich so hergestellt, dass der Uterus der Länge nach eröffnet und dann für die Zeichnung ein Stück des Placentarbandes mit jederseits anhängendem Kammerteil abgeschnitten wurde.

Fig. 4. Placentarstelle direkt nach dem Wurf von innen.

Fig. 5. Dasselbe von aussen, Rückseite.

Fig. 6. Placentarstelle 2 Tage nach dem Wurf.

Fig. 7. Placentarstelle 8 Wochen nach dem Wurf.

Fig. 8. Ein Teil der Placentarstelle von einer Hündin 5 Tage nach dem Wurf bei Lupenvergrösserung. Der graugrüne Teil der Oberfläche ist von Epithel frei, an den beiden weissen Inseln sitzt dasselbe noch auf; Drüsen-  
eingänge.

Fig. 9. Uteruswand einer Hündin 13 Wochen nach dem Wurf. Ein Stück des in Flemmingscher Lösung erhärteten Uterus der Länge nach eröffnet und bei Lupenvergrösserung gezeichnet. Man sieht von oben in das Lumen hinein, zwischen den Sternen die graue Placentarstelle; die Innenfläche des Kammerteils neben dieser zeigt ein eigentümliches System schwarzer Linien. Es sind das die noch fetthaltigen Teile des Epithels, die durch Osmium ge-  
schwärzt sind.

Fig. 10–18. Längsschnitte durch die Placentarstellen einer Reihe von Uteris aus verschiedenen Zeiten nach dem Wurf, die sämtlich bei gleicher Lupen-  
vergrösserung gezeichnet sind, um die Art und Weise der Rückbildung zu zeigen. Alle Präparate waren von Stücken angefertigt, die eröffneten Uteris entnommen waren. An allen sind die beiden Muskellagen durch einen roten Farbenton hervorgehoben, an allen wird die Seitengrenze der Placentarstelle durch Sternchen bezeichnet. Da die meisten nach Osmium-Präparaten ge-  
zeichnet sind, ist das sehr stark fetthaltige Epithel als schwarze Linie an-  
gegeben.

Die Grössenunterschiede der verschiedenen zur Untersuchung gelangten Hunde sind nicht so beträchtlich, dass hierdurch ein direkter Vergleich der Schnittpräparate behindert wäre.

Fig. 10. Uterus unmittelbar nach dem Wurf. Die freie Fläche ist von gelbbraun gehaltenem Extravasat überdeckt, unter diesem das nur an wenigen Stellen (a. a.) unterbrochene Uterusepithel als schwarze Linie, unter diesem als breite graue Lage die Drüsendeckschicht.

Fig. 11. Uterus  $\frac{3}{4}$  Tag nach dem Wurf. Sehr grosses Extravasat, in das die durchrisenen Gefässenden hineinhängen. Die Drüsendeckschicht der Placentarstelle ist in einem grünlich-braunen Farbenton gehalten. Auf derselben ist in dem Blutextravasat nur an wenigen Stellen das (schwarz gezeichnete) Uterusepithel zu kennen. Von der Muskellage ist nur die innere Schicht an-  
gegeben.

Fig. 12. Uterus 5 Tage nach dem Wurf, gegen 10 und 11 stark verkleinert; Muskulatur sehr kontrahiert. Placentarstelle zum grösseren Teil

von Epithel frei, nur am rechten Rande und gegenüber a a findet sich solches noch vor. Geringes Blutextravasat, in das gegenüber b lange durchrissene Gefäß-Stümpfe hineinragen. Placentarränder stark gelappt.

Fig. 13. Uterus 15 Tage nach dem Wurf. Die Placentarstelle ist nahezu vollkommen wieder von Epithel bedeckt, das nur gegenüber bb noch fehlt, wo Extravasate auf der freien Fläche liegen. Die von sehr hohem fettreichem Epithel überzogene Oberfläche des Kammerteiles ist immer noch stark gefaltet.

Fig. 14. Uterus 4 Wochen nach dem Wurf. Gegen die vorausgehenden Stadien sehr wesentlich verkleinert, die Placentarstelle an der sonst Einzelheiten mit der Lupe nicht erkennbar sind, wölbt sich über den Kammerteil vor. Sie ist von einer feinen aber kontinuierlichen Epithellage überzogen, welche in

Fig. 15. Uterus 6 Wochen nach dem Wurf wieder stärker geworden ist. Die gelben Stellen an der Placentarstelle sind teils extravasiertes Blut, teils erweiterte Gefäße.

Fig. 16. Uterus 8 Wochen nach dem Wurf. Derselbe ist fast auf seine gewöhnlichen Größen- und Strukturverhältnisse wieder rückgebildet. Unterschied gegenüber den letzteren ist wesentlich das noch sehr stark fetthaltige Epithel. Die Placentarstelle bekommt durch Ansammlung von blutkörperchen-haltigen Wanderzellen jetzt einen braungelben Farbenton.

Fig. 17. Uterus 13 Wochen nach dem Wurf. Durchschnitt von dem gleichen Uterus, von dem in Fig. 9 ein Flächenbild gegeben ist. Entsprechend diesem erkennt man, dass das zwar kontinuierlich vorhandene Epithel von der zur Erhärtung verwendeten Osmium-Lösung nur teilweise geschwärzt ist, da es nicht mehr überall fetthaltig ist.

Fig. 18. Uterus 18 Wochen nach dem Wurf. Beginn der neuen Brunst. Die Schleimhaut wird wieder stärker und das jetzt ganz fettfreie Epithel zeigt selbst bei Lupenvergrößerung die Neubildung der Bischoffschen Krypten.

Fig. 19. Querschnitt durch den uneröffneten Uterus einer Hündin 10 Tage nach dem Wurf; gleiche Vergr. wie Fig. 10—18; derselbe soll die eigentümliche Faltung der Uteruswand zeigen. Die querdurchschnittenen Längsfalten erscheinen als breitere oder schmalere Vorsprünge; das Innere ist mit braungrünem Detritus angefüllt. Epithellage der Uterusschleimhaut nicht besonders gezeichnet.

Fig. 20. Placentarstelle eines Uterus direkt nach dem Wurf bei schwacher mikroskopischer Vergrößerung. Nahezu vollkommen erhaltenes, von Extravasat überlagertes Uterus-Epithel. Unter demselben das Bindegewebe der Drüsendeckschicht, das oben und unten aus den Zellen der (grau gefelderten) Decidua puerperalis besteht, in der Mitte aus der Faserschicht. Die erweiterten Uterindrüsen der tiefen Drüsenschicht sind z. T. (U.D') mit Leukocyten vollgepfropft.

- Fig. 21. Ein Stück der Schleimhaut des Kammerteiles eines Uterus  $\frac{3}{4}$  Tag nach dem Wurf; gleiche Vergr. wie Fig. 20. Das Uterus-Epithel ist vollkommen erhalten, das Bindegewebe viel lockerer als an der Placentarstelle.
- Fig. 22. Subepitheliale Zellen der Decidua puerperalis, direkt nach dem Wurf. Erweiterte Kapillaren; die Epithelien so dicht mit Fett gefüllt, dass an dem nicht sehr dünnen Schnitt sich die Körnchen meist nicht gegen einander absetzen. Osmium-Präparat.
- Fig. 23. Teil der Faserschicht der Placentarstelle bei starker Vergrößerung. Zwischen den Faserbündeln ausser den zugehörigen Bindegewebszellen noch kleine polynukleäre und grössere mononukleäre Leukocyten.
- Fig. 24. Dasselbe mit den eben auftretenden Fibroblasten.
- Fig. 25 und 26. Epithelzellen des fetthaltigen Uterus-Epithel mit sehr starker Vergrößerung.
- Fig. 25. Die durch Osmium-Behandlung geschwärzten Fettkugeln.
- Fig. 26. Ähnliche Zellen nach Extraktion des Fettes.
- Fig. 27. Zerfall der fetthaltigen Epithelien. Veränderung des Fettes hierbei. Über den Epithelzellen und ohne sichtbare Grenze gegen dieselben liegt Blutextravasat, in dem ausgestossene Fetttropfen sich finden.
- Fig. 28. Ein Stück der Schleimhautoberfläche des in Fig. 8 abgebildeten Präparates, 5 Tage nach dem Wurf. Der Schnitt geht durch den Rand der grösseren der beiden weissen Inseln. In der Bindegewebslage links die grossen Zellen der Decidua puerperalis, rechts Faserschicht, zwischen beiden und unter dem Epithel in Zerfall begriffenes Gewebe. Das Epithel ist hoch, zieht sich aber nach rechts in ganz niedrige platte Zellen aus, die sich seitwärts vorschieben und das freie Bindegewebe mit einem neuen Epithelüberzug versehen.
- Fig. 29 und Fig. 30. Zwei Schnitte durch die Uteruswand 4 und 6 Wochen nach dem Wurf bei gleicher schwacher Vergrößerung, welche zeigen, wie die Faserlage der Drüsendeckschicht ersetzt wird durch die Decidua puerperalis und durch die Körnerlage.
- Fig. 29. 4 Wochen nach dem Wurf. Der nach rechts belegene, von hohem fettreichem Epithel überzogene Abschnitt gehört noch dem Kammer teil an, links ist Placentarstelle. An dieser sind die hellen Stellen die Reste der Faserschicht, die durch den braunen Farbenton hervorgehobenen Teile zeigen die Ausbreitung der Decidua puerperalis an, grau getüpfelt ist die Körnerlage. Epithel über der Placentarstelle ganz niedrig.
- Fig. 30. 6 Wochen nach dem Wurf, nur Placentarstelle. Epithel ziemlich hoch und meist stark fetthaltig. Faserschicht fast ganz geschwunden, braune Decidua puerperalis in annähernd gleicher Ausdehnung wie bei Fig. 29. Die grau getüpfelte Körnerlage, fertig regeneriertes Bindegewebe der Schleimhaut, nimmt schon einen verhältnismässig grossen Bezirk des Schnittes ein.
- Fig. 31. Ein Teil der Placentarstelle von 4 Wochen nach dem Wurf bei stärkerer Vergrößerung und zwar eine Stelle, an der man die Körnerlage

und die Zellen der Decidua puerperalis neben einander sieht. Epithel an diesem Stück des Schnittes schon ziemlich hoch, mit teils geringem, teils stärkerem Fettgehalt. Rechts unten zerfallende Blutkörperchen haltende mononukleäre Wanderzellen.

Fig. 32, 33, 34. Drei Schnitte von einem Uterus 8 Wochen nach dem Wurf bei gleicher mittelstarker Vergrösserung. Erhärtung in Pikrinschwefelsäure. Die fetthaltigen Epithelzellen erscheinen als grosse helle Zellkörper.

Fig. 32. Aus einem Querschnitt durch die Placentarstelle. Epithel kubisch, fast ganz fettfrei, nur an einer Stelle eine Gruppe von fetthaltigen Zellen, die sich wie ein Büschel über die freie Fläche erhebt; ähnliche Zellgruppen werden bisweilen in toto abgestossen. Bindegewebslage vollkommen regeneriert, nur aus den Zellen der Körnerlage zusammengesetzt, in der sich jetzt Gruppen von gelbbraunen blutkörperchenhaltigen Leukocyten ansammeln.

Fig. 33. Aus einem Querschnitt neben der Placentarstelle. Bindegewebe wie dort, nur mit weniger Pigmentzellen. Lymphräume. Epithel noch fast vollkommen fetthaltig, an einigen Stellen die Übergänge der fetthaltigen zu den fettfreien Zellen.

Fig. 34. Dasselbe im Längsschnitt; auch im Epithel eine Pigmentzelle. Die blutkörperhaltigen Wanderzellen im Bindegewebe in Reihen hintereinandergestellt, auf der Wanderung nach der Placentarstelle.

Fig. 35. Vollkommen regenerierte Schleimhaut der Placentarstelle eines Uterus 16 Wochen nach dem Wurf mit der eigentümlichen sich sehr lange haltenden Pigmentierung derselben.





AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU MARBURG.

---

BEITRÄGE

ZUR

KENNTNIS DES RAUBTIER-UTERUS

NACH DEM WURF.

VON

**ALFRED NOLL,**

PRAKT. ARZT AUS HANAU A. M.

.



Durch die neueren Untersuchungen über die vergleichende Anatomie der Placenta, von denen augenblicklich eine ziemliche Anzahl vorliegt, ist nachgewiesen worden, dass die Unterschiede in dem Aufbau der Placenten der verschiedenen Säugetiere ziemlich beträchtliche sind; nicht nur, dass im allgemeinen eine Reihe von sehr differenten Placentarformen festzustellen ist, auch bei solchen einander nahestehenden Säugetieren, für welche bei ihrem sonst übereinstimmenden Bau zu erwarten gewesen wäre, dass auch ihre Placenten einander ähnlich seien, haben die Untersuchungen ergeben, dass nicht unbeträchtliche Abweichungen in deren Aufbau vorkommen. So sind bei den bisher genauer untersuchten Raubtieren die Placenten teilweise bereits äusserlich so verschieden, dass dieselben sich ohne weiteres als dieser oder jener Tierform zugehörig bestimmen lassen. Während bei einzelnen derselben, wohl der Mehrzahl, die Placenta als ein ziemlich regelmässiger Gürtel erscheint, besitzt der Placentarring bei anderen eine sehr variable Breite an den verschiedenen Stellen; und bei wieder anderen wird zwar in der ersten Zeit der Entwicklung eine gürtelförmige Placenta angelegt, aber späterhin bilden sich einzelne Teile derselben zurück, so dass der Gürtel an einer oder mehreren Stellen unterbrochen sein kann.

Während, wie eben erwähnt, die Arbeiten über den Bau der Placenten ziemlich reichlich flossen, sind Untersuchungen

über die Veränderungen, welche die Schleimhaut des Uterus nach dem Wurf durchmacht, erst in der allerletzten Zeit in etwas ausgedehnterem Maasse erschienen. Dieselben haben uns aber Aufklärungen nach manchen Richtungen gebracht.

Die Zahl der untersuchten Tierformen ist vorläufig noch eine kleine; immerhin liegt doch bereits so viel Material als Grundlage vor, dass man mit einiger Aussicht auf Erfolg den Versuch machen konnte, festzustellen, in wie weit auch hier bei näher mit einander verwandten Tierformen sich Unterschiede würden nachweisen lassen. Nun machen Untersuchungen der Schleimhaut des Uterus post partum insofern einige Schwierigkeiten, als die Veränderungen derselben bei vielen Tieren merkwürdig wenig ins Auge fallen. Es wären hier in erster Linie die Nager zu nennen, bei welchen, soweit dieselben bis jetzt untersucht sind, bereits während des Tragens die Schleimhaut so vollkommen regeneriert wird, dass es sehr bald nach dem Wurf schon nicht leicht ist, an der Innenfläche der Uteruswand auch nur die Placentarstelle zu finden. Es leuchtet ein, dass gerade diese Tiere für eine vergleichende Betrachtung keine geeigneten Untersuchungsobjekte bilden werden, insofern bei ihnen, wenn überhaupt Unterschiede vorhanden sein sollten, diese innerhalb eines sehr kurzen Zeitraumes sich abspielen und sich sehr bald ausgleichen werden. Ein günstigeres Material geben in genannter Richtung die Raubtiere ab, bei welchen einmal, wie ebenfalls neuere Untersuchungen gelehrt haben, die Veränderungen der Uteruswand beträchtlichere sein können, und andererseits bei einzelnen wenigstens die Rückbildungserscheinungen einen längeren Zeitraum beanspruchen.

Es ist vor einiger Zeit im anatomischen Anzeiger von Strahl eine Mitteilung über die Ergebnisse von Untersuchungen erschienen, welche sich auf die Regeneration der Uterinschleimhaut der Hündin nach dem Wurf beziehen. Die ausführlichere Darstellung befindet sich augenblicklich im Druck und wird ver-



mutlich gleichzeitig mit dieser Arbeit erscheinen. Schon während seiner Untersuchungen über die Uterinschleimhaut der Hündin hatte Strahl das Material über eine solche der Katze zu sammeln begonnen; wenn dasselbe hier auch nicht in dem Grade reichlich zu beschaffen war, wie das entsprechende der Hündin, so doch wenigstens so weit, dass sich ein allgemeiner Überblick gewinnen liess. Es reichte demnach auch hin, auf der durch die Untersuchungen des Hundeuterus gewonnenen Grundlage den Versuch zu machen, festzustellen, ob und wie weit sich der puerperale Uterus der Katze von demjenigen der Hündin unterscheidet. Professor Strahl hat mir zur Bearbeitung dieser Aufgabe sein bis dahin gesammeltes Material übergeben, und es ist der Gang unserer Untersuchungen speziell auf den genannten Punkt gerichtet. Ich bemerke zugleich, dass ich bei meinen Arbeiten Gelegenheit gehabt habe, das von Strahl benutzte und beschriebene Material des Hundeuterus einsehen und mit dem meinigen vergleichen zu können.

An literarischen Vorarbeiten über unseren Gegenstand würde, wenn wir unsere Aufgabe in dem eben genannten Sinne abgrenzen, eigentlich nur die Untersuchung von Kiersnowski („Zur Regeneration des Uterusepithels nach der Geburt.“ Anatomische Hefte von Merkel und Bonnet. Wiesbaden 1894.) zu nennen sein, welcher die Uteri einer Reihe von Säugerformen, unter diesen auch diejenigen von Hund und Katze studiert hat. Es hat aber Kiersnowski seine Beobachtungen wesentlich auf die Verhältnisse des Epithels beschränkt, während wir die unsrigen auf das Verhalten auch der übrigen Teile der Uteruswand ausgedehnt haben. Wir werden in den folgenden Ausführungen auf die Beobachtungen von Kiersnowski mehrfach zurückzukommen haben und können im übrigen in Betreff der einschlägigen Literatur auf die oben erwähnte Arbeit von Strahl verweisen (Anatomische Hefte von Merkel und Bonnet. Wiesbaden 1895.).

Unsere Untersuchungen haben nun gelehrt, dass die Unterschiede, welche der Hunde- und Katzenuterus nach dem Wurf aufweisen, sehr beträchtliche sind, sowohl in Hinsicht auf die Zeitdauer, welche die Rückbildung beansprucht, als auch bezüglich des feineren Baues der Uteruswand. Es hat sich für den Uterus der Hündin feststellen lassen, dass die Rückbildung hier eine ganz unerwartet lange Zeit beansprucht. Noch nach einem Vierteljahr und länger post partum kann man der Schleimhaut bereits des frisch eröffneten Uterus mit unbewaffnetem Auge ansehen, ob es sich um einen puerperalen Uterus handelt oder nicht. Ganz anders bei der Katze, bei welcher schon wenige Tage nach dem Wurf die Uterinschleimhaut wieder soweit umgebildet erscheint, dass sie dem gewöhnlichen nicht puerperalen Aussehen zum mindesten sehr nahe kommt.

Es ergab sich nach Feststellung dieser Thatsache, für welche die Belege unten gegeben werden, sofort die Frage nach den Ursachen derselben. Sind die Unterschiede der Involution des puerperalen Uterus bedingt durch Unterschiede im Baue des Uterus überhaupt? Wie verhalten sich die Uteri im Beginne der Geschlechtsperiode, also im Zustand der Brunst, zu einander? Wie in der ersten Entwicklungszeit, wie in späterer, wenn die Placenta fertig ist?

Die Beantwortung der ersten dieser Fragen hat für uns insofern am meisten Schwierigkeit gemacht, als die Beschaffung eines geeigneten Materials von der Hündin nicht ganz einfach ist. Untersucht man die Hündin nachdem sie geworfen hat, so würde während des ersten Vierteljahres der Uterus immer noch die Zeichen des Puerperiums erkennen lassen, und wenn diese vorüber sind, so setzen sehr bald diejenigen der neuen Brunst wieder ein. Lässt man die brünstige Hündin nicht belegen, so erhalten sich, soweit unsere Kenntnisse bis jetzt reichen, die Zeichen der stattgehabten Brunst noch auf sehr lange Zeit, so dass also auch ein solcher Uterus seine charakteristischen Eigen-

tümlichkeiten aufweist. Die Uteri ganz junger Tiere, die noch nicht brünstig und nicht tragend gewesen sind, zu vergleichen, hat ebenfalls sein missliches, da die Feststellung des Zeitpunktes der vollen Entwicklung schwer ist. Am zweckmässigsten erwies sich als Ausgangspunkt für die Vergleichung das Verhalten eines Uterus der Katze einige Monate nach dem Wurf und dasjenige einer Hündin von etwa ein viertel Jahr post partum, d. h. am letzten Ausgange des Puerperiums. Bei der letzteren ist zwar der puerperale Zustand noch an fetthaltigen Epithelien nachweisbar, im übrigen aber die Beschaffenheit der Uterinschleimhaut derjenigen der Katze so ähnlich, dass es uns nicht gelingen wollte, auf unseren Durchschnitten charakteristische Unterschiede nachzuweisen. Vielleicht würden weitere Untersuchungen ja auch solche noch ergeben, immerhin können wir aber sagen, dass die Ähnlichkeit des nicht puerperalen und nicht tragenden Hunde- und Katzenuterus jedenfalls eine sehr hochgradige ist.

Das ändert sich sofort, wenn wir die Uteri aus der Zeit der Brunst miteinander vergleichen. Dieselben zeigen bei Hund und Katze eine beträchtliche Schwellung der Schleimhaut; sie lassen in der Anordnung der Uterindrüsen ganz charakteristische Unterschiede insofern hervortreten, als bei der Hündin der freie Rand der Schleimhaut unterhalb des Epithels besetzt ist mit einem dichten Saume von Sharpey-Bischoff'schen Krypten, zwischen welchen nur vereinzelt sich die Hälse der langen Uterindrüsen finden. Die letzteren selbst zeigen eine gewisse Zunahme ihrer Länge und den Beginn einer stärkeren Schlängelung an ihren blinden Enden. Bei der Katze vermissen wir eine deutliche Scheidung der Drüsen in zweierlei Formen. Es mag ja sein, dass nicht alle Drüsen gleich lang sind, jedenfalls fehlt aber eine besondere Kryptenlage in dem Sinne, wie wir dieselbe bei der Hündin beobachten. Dagegen zeigen die gesamten Uterin-

drüsen eine Zunahme an Zahl und bereits jetzt ein beträchtliches Längenwachstum.

Noch auffälliger werden die Verschiedenheiten, wenn wir tragende Uteri aus früherer Zeit miteinander vergleichen, auffälliger insofern, als während des Keimblasenstadiums die genannten Unterschiede in der Drüsenanordnung noch sehr viel deutlicher sind. Bei der Hündin sind an einem unserer Präparate aus dieser Zeit die blinden Enden der langen Drüsen sehr viel stärker geworden, so dass dieselben eine gleichmässige Schicht oberhalb der Muskulatur bilden. Unmittelbar unter der freien Fläche liegt die Lage der Krypten, und es tritt demgemäss sehr auffällig eine mittlere Zone hervor, in welcher nur die spärlichen Hälse der langen Drüsen vorhanden sind. Die Schleimhaut des Katzenuterus würde demgegenüber zwar ebenfalls eine Vergrösserung der Drüsen aufweisen, dieselbe erstreckt sich aber gleichmässig durch die ganze Dicke der Schleimhaut hindurch, ohne einen Teil derselben besonders zu bevorzugen (vgl. auch die Abbildungen von Fleischmann „Embryologische Untersuchungen“ Wiesbaden. Kreidel 1889).

Es kann unsere Aufgabe hier natürlich nicht sein, die gesamte Entwicklung des Uterus während der Tragzeit bei beiden Tieren vergleichend zu besprechen, es mag für unsere Zwecke ausreichen, wenn wir für jetzt noch auf die Unterschiede der reifen Placenten verweisen; wir lassen aber auch dabei die eigentümlichen Verhältnisse der Placentarränder ausser Acht.

Ein senkrechter Durchschnitt durch die reife Placenta einer Hündin lässt erkennen, dass diese ebenso wie die unterliegende Uteruswand eine Reihe übereinandergelagerter, verschieden gebauter Schichten aufweist. Die oberste derselben, wenn wir von der Eissackfläche der Placenta ausgehen, würde diejenige sein, in welcher die Durchflechtung der mütterlichen und fötalen Gefässe stattfindet. Sie wird von Strahl als die kompakte Zone der Placenta bezeichnet; dann folgt die sogenannte spongiöse Schicht,



eine Lage von erweiterten Abschnitten der Uterindrüsen, in welche die Spitzen eines Teiles der Placentarzotten hineinhängen. Und unter dieser liegen die letzten Enden der stark gewucherten Uterindrüsen, in ihrer Gesamtheit die von Strahl sogenannte tiefe Drüsenschicht bildend.

Vergleichen wir hiermit einen Durchschnitt durch die reife Placenta der Katze, so würde zwar auch hier die Zone der verflochtenen mütterlichen und fötalen Gefäße zu unterscheiden sein, also eine kompakte Placentarschicht, aber dieselbe weicht namentlich in der Anordnung und Form der Zotten nicht unbedeutend von der gleichen Lage der Hundeplacenta ab. Näher auf diese Verhältnisse einzugehen ist für unsere Zwecke unnötig, da der genannte Teil der Placenta nach der Geburt vollkommen abgestossen wird und somit für das Verhalten des puerperalen Uterus nicht mehr in Frage kommt. Wichtiger ist es, festzustellen, dass eine spongiöse Schicht bei der Katze kaum angedeutet ist; zwar finden wir auch hier etwas erweiterte Drüsenträume, aber dieselben zeigen keineswegs jenen bedeutenden Grad der Ausdehnung, den wir bei der Hündin sehen. Und endlich wäre zu bemerken, dass eine tiefe Drüsenschicht hier so gut wie ganz fehlt. Zwar erkennen wir noch einige Anhänge an den unteren Enden der erweiterten Drüsenabschnitte, doch sind dieselben relativ kleine, plattgedrückte, kurze Gänge, welche keineswegs an allen Drüsen zu finden sind, auf alle Fälle nirgends eine gleiche breite Lage wie bei der Hündin bilden.

Neben dem Aufbau der Teile im allgemeinen, wie wir ihn eben an der Placenta geschildert, würden noch einige histologische Besonderheiten zu erwähnen sein. In erster Linie ist hier zu erwähnen das Verhalten der Drüsenepithelien, welche bei der Hündin, wie Strahl in seiner oben genannten Arbeit beschrieben hat, durch einen höchst auffälligen und sehr hochgradigen Fettgehalt charakterisiert sind, einen Fettgehalt, der so bedeutend



werden kann, dass fast die ganze, ziemlich grosse Epithelzelle von Fett vollgepfropft ist. Bei der Katze sehen wir hiervon nichts. Es mag zwar hier und da etwas Fett in den Drüsenepithelien vorkommen, der Fettgehalt derselben ist aber keineswegs von irgend welcher Bedeutung. Dagegen findet sich eine andere Erscheinung an den Epithelien, die wir in dieser Form wieder bei der Hündin vermissen, das ist eine Syncytialbildung innerhalb des Epithels der erweiterten Drüsen unter der Placenta, die nicht nur dazu führt, dass grössere Protoplasamassen mit eingestreuten Kernen und ohne Zellgrenzen auftreten, sondern es bilden sich aus diesen eigentümliche Netz- und Wabenwerke, welche die Drüsenräume fast ganz erfüllen können und in ihrer Anordnung hier und da an die eigentümlichen Formverhältnisse der Schmelzpulpa erinnern. Da wir inmitten dieser Syncytien vielfach einen Zerfall des Zellmaterials nachweisen können und sehen, dass diese Zerfallsprodukte von fötalen Zellen aufgenommen werden, so dürfte die ganze Einrichtung ebenso wie die Fettbildung beim Hundeuterus als für die Ernährung des Fötus bestimmt aufzufassen sein.

Wenn wir so in kurzem einen Überblick über die Zusammensetzung der reifen Placenta und der darunter liegenden Uteruswand bei Hündin und Katze gegeben haben, erübrigt es in Hinsicht auf die folgende Darstellung nur noch, dass wir uns auch vergegenwärtigen, in welchem Bereiche der verschiedenen Schichten bei denselben die Lösung der Placenta nach dem Wurf erfolgt. Dieselbe würde bei der Katze stattfinden innerhalb der Zone der etwas erweiterten Drüsenräume; es ist dies die Zone, die der spongiösen Schicht bei der Hündin entspricht, und in dieser geht auch bei letzterer die Ablösung vor sich. Es würde also dann, wenn wir von dem bei der Ablösung sich bildenden Blutextravasat absehen, bei der Katze als oberste Lage der zurückgebliebenen mütterlichen Teile die Epithelauskleidung der Drüsenräume sich ergeben, darunter in dem Bindegewebe liegen die

wenigen, oben beschriebenen platten Drüsenschläuche, und darauf folgend schliesst sich die Muskelschicht an.

Unsere Präparate des puerperalen Uterus wurden so hergestellt, dass wir den dem eben getöteten Tier entnommenen Tragsack der Länge nach eröffneten und alsdann entweder im ganzen in irgend einer der üblichen Fixierungsflüssigkeiten erhärteten oder dass wir vor dem Einbringen in letztere ein Stück der Placentarstelle nebst angrenzenden Teilen der Uteruswand herausnahmen und gesondert erhärteten. Ebenso wie Strahl in seiner Arbeit über den Hundeuterus können wir nicht sagen, dass eine der Methoden einen besonderen Vorteil böte; Müllersche Flüssigkeit ist im allgemeinen nicht zu empfehlen, Osmiumlösung da nötig, wo es sich speziell um den Nachweis des Fettes in den Zellen handelt. Unsere Durchschnittspräparate — und auf eine Vergleichung solcher beschränken wir uns zumeist — wurden thunlichst so angefertigt, dass wir auf unseren Schnitten in der Mitte die Placentarstelle erhielten, an deren Seiten ebenfalls je ein Stück der nebenliegenden Uteruswand ansass. Die Präparate wurden also wesentlich in der gleichen Weise hergestellt, wie die, welche Strahl in seiner Arbeit beschreibt.

### **Der Uterus unmittelbar nach dem Wurf.**

Betrachten wir nun einen Durchschnitt von dem Uterus einer Katze, welche unmittelbar nach dem Werfen getötet war. Wir finden hier, dass die gesamte Wand des Uterus ziemlich stark erscheint, Schleimhaut wie Muskelhaut sind beide verdickt, und bemerken wir namentlich von der Muskulatur, dass die einzelnen Muskelzellen auf dem Durchschnitt ungemein vergrössert sind. Es würde sich schon in dieser Beziehung eine nicht unbeträchtliche Differenz gegenüber dem Hundeuterus ergeben, da bei letzterem Unterschiede in der Grösse der einzelnen Muskel-

zellen zu den verschiedenen Zeiten der Gravidität und des Puerperiums viel weniger hervortreten.

Auch die Schleimhaut erscheint ziemlich stark, reicht aber an die entsprechende des Hundeuterus bei weitem nicht heran. Ihr Bindegewebe wird von einer lockeren Schicht von mässig grossen Zellen gebildet, zwischen denen wellige Faserbündel, in den verschiedenen Teilen nicht gleichmässig in der Anordnung, entlang ziehen. Neben der Placentarstelle ist das Bindegewebe etwas lockerer als an dieser selbst. Die Epithellage ist neben der Placentarstelle eine vollkommene, die einzelnen Epithelzellen sind cylindrisch, aber nicht besonders gross, und zeigen namentlich, wie bereits oben erwähnt, kaum einen Fettgehalt. Die Placentarstelle erscheint von extravasiertem Blut gedeckt, und können wir unter demselben auf unseren Durchschnitten an vielen Stellen ein, wenn auch abgeplattetes, so doch deutliches Epithel nachweisen. Es mag an der Abplattung der Zellen liegen, wenn dieser Nachweis nicht für die ganze Placentarstelle mit Ausnahme der durchrissenen Drüsensepten gelingen will. Wir möchten nach dem, was wir bei der Hündin sehen, annehmen, dass auch hier bei der Katze eine ausgedehnte Epithellage vorhanden sei; wir müssen aber auf die Möglichkeit hinweisen, dass vielleicht doch schon inter partum auf grösseren Strecken das Epithel verloren gehen kann, da die Epithelzellen ja bereits in den Drüsen unter der Placenta in grösserer Menge zerfallen können.

Von Drüsen finden wir in dem Bindegewebe der Placentarstelle nur äusserst wenige, da ja, wie erwähnt, eine eigentliche tiefe Drüsenschicht unterhalb der Placenta nicht vorhanden war, und wir nur als die einzigen nach Ablösung der Placenta zurückgebliebenen Drüsenelemente jene spärlichen platten Gänge hier erwarten dürfen, welche wir oben als Anhänge an die unteren Enden der erweiterten Drüsenabschnitte beschrieben haben. Die Form derselben ist natürlich jetzt entsprechend der verminderten Dehnung, die die Uteruswand nach dem Wurf besitzt, eine weniger

in die Länge gezogene, so dass jetzt auf dem Durchschnitt das Lumen der Drüse bedeutend weiter erscheint.

Wenn auch nicht an der Oberfläche, was vielleicht von Zufälligkeiten abhängig ist, so doch an einzelnen Stellen in der Tiefe, finde ich auch Veränderungen der Epithelzellen vor, welche offenbar mit denen übereinstimmen, die bereits Kiersnowski beschrieben hat, eigentümliche Zellklumpen von feinkörniger Protoplasamasse mit eingestreuten mehr oder minder zahlreichen Kernen. Nach dem, was wir oben von der Placenta beschrieben, erscheint es wohl selbstverständlich, wenn wir die Erscheinung direkt auf die Veränderungen zurückführen, die wir als Syncytialbildung in den Drüsen unterhalb der Placenta schilderten.

Vergleichen wir einen Durchschnitt, wie beschrieben, mit einem entsprechenden aus dem Uterus einer Hündin, welche eben geworfen hat, so ergibt sich eine Reihe bemerkenswerter Unterschiede, welche allerdings nur dann verständlich werden, wenn wir zugleich die Verhältnisse der zugehörigen Placenten berücksichtigen. Bei der Hündin finden wir eine viel erheblichere Verschiedenheit in dem Aufbau des Bindegewebes der Placentarstelle gegenüber den Partien der Schleimhaut neben der Placenta. Während die letzteren bei Hund und Katze gleichmässig durch ein lockeres Gefüge auffallen, erscheint die Placentarstelle selbst bei der Hündin weitaus gleichmässiger, fester gebaut. Bei der Katze ist der Unterschied vom Bindegewebe der Placentarstellen gegenüber den Seitenteilen weniger ausgesprochen; jedenfalls ist das, was von Strahl für die Hündin als Drüsendeckschicht der Placentarstelle beschrieben ist, bei der Katze, wenn auch angedeutet, so doch in sehr viel geringerem Grade vorhanden. Abgesehen von der Mächtigkeit der ganzen Schicht würde auch ihr Aufbau insofern Verschiedenheiten aufweisen, als dieselbe bei der Katze wesentlich aus dichter gefügten Bindegewebsbündeln besteht, während bei der Hündin neben letzteren und ihren zugehörigen Bindegewebskörpern noch die mehr oder minder reich-



lich vorhandenen grossen Zellen vorkommen, die von Strahl in ihrer Gesamtheit als *Decidua puerperalis* zusammengefasst sind. Andeutungen dieser Zellen kommen auch bei der Katze vor, doch sind dieselben so gering, dass man schon danach suchen muss, um sie zu sehen, und sie erreichen auf keinen Fall die Ausdehnung und Bedeutung, die wir bei der Hündin beobachten. Wir kommen unten noch einmal auf dieselben zurück.

Dass auch die Epithelien sehr wesentliche Unterschiede zeigen müssen, ergibt sich aus dem, was wir von dem Verhalten des Drüsenepithels unter den Placenten sagten. Bei der Hündin die grossen, hohen, aber doch zumeist scharf von einander getrennten Zellen mit ihrem Inhalt von Fettkörnchen, welche unmittelbar post partum eine fast geschlossene hohe Lage bilden, bei der Katze zwar auch noch cylindrisch geformte Zellen, die aber an Grösse weitaus nicht an die Epithelien der Hündin herankommen und möglicherweise grössere Defekte aufweisen, und namentlich des Fettgehaltes entbehren. Statt dessen die Syncytialbildungen, die wir wenigstens bis dahin an unseren Präparaten von der Hündin nicht recht nachzuweisen vermochten, die also demnach bei letzterer eine erhebliche Ausdehnung jedenfalls nicht erreichen, wenngleich wir die Möglichkeit ihres gelegentlichen Vorkommens nicht bestreiten wollen, da Kiersnowski dieselben beschreibt. Auch in dem Verhalten der Drüsen ergeben sich sehr wesentliche Unterschiede, die ebenfalls bereits aus den Verschiedenheiten der Placenten sich ableiten lassen; bei der Hündin liegt bereits unmittelbar nach dem Wurf eine gleichmässige, aus erweiterten und vergrösserten Drüsenkörpern zusammengesetzte Drüsenschicht auch an der Placentarstelle vor, während bei der Katze zwar ebenfalls Drüsen an der Placentarstelle sich finden, in Ausdehnung und Zahl aber zweifellos zurücktreten.



### Veränderungen in der ersten Woche nach dem Wurf.

So bedeutend, wie aus dem eben Angeführten hervorgeht, die Unterschiede der beiden Uterusformen bereits unmittelbar nach dem Wurf sind, sie werden doch in der nächsten Zeit, also in der ersten Woche post partum noch viel beträchtlicher. Wir können im allgemeinen sagen, dass schon im Laufe der ersten Woche der Uterus der Katze eine erhebliche und rasche Rückbildung erfährt, die ihn den Bauverhältnissen des nicht puerperalen Uterus nahe bringt. Es liegen mir Präparate des Uterus von  $1\frac{1}{2}$  Tagen und 3 Tagen nach dem Wurf zur Untersuchung vor. Zwar würde man an dem Durchschnitt des Uterus vom dritten Tage schon bei Lupenvergrößerung noch die Placentarstelle sehr wohl von dem nicht placentaren Teil unterscheiden können, aber die Verschiedenheiten beider können keineswegs als besonders hochgradige bezeichnet werden. Sie bestehen in einer etwas erheblicheren Stärke der Schleimhaut und in dem Vorhandensein von eigentümlichen, erweiterten, epithelausgekleideten Räumen, die in den verschiedenen Teilen der Placentarstelle verschieden häufig vorkommen und ihrer Entstehung nach wohl auf die Reste von Uterindrüsen zurückgeführt werden müssen, da diese letzteren neben ihnen an Zahl sonst sehr zurücktreten, hier und da sogar ganz fehlen können. Der feinere Bau der Uteruswand zeigt Verhältnisse, die von denen des nicht puerperalen Uterus nur wenig abweichen.

Die Muskulatur ist in der Grösse ihrer Elemente wieder mehr auf den letzteren Standpunkt zurückgeführt, wie aus den Schnitten des Uterus von  $1\frac{1}{2}$  Tagen post partum hervorzugehen scheint unter raschem Zerfall eines Teiles der Zellen und Volumverminderung des anderen. Doch kommen Schwankungen in der Zeitdauer der Rückbildung vor, da wir bei älteren Uteris oft wieder stärkere Muskelzellen fanden, als bei den eben beschriebenen.

Das Bindegewebe der Schleimhaut gleicht sich am dritten Tage im placentaren und nicht placentaren Teil ganz ausserordentlich und unterscheidet sich von demjenigen späterer Zeiten nur dadurch, dass die Intercellularsubstanz im Verhältnis zu den Zellen noch eine reichlichere ist. Innerhalb des Bindegewebes der Placentarstelle finden sich in wechselnder Ausdehnung Blutextravasate vor, die übrigens hier und da auch neben der Placentarstelle vorkommen.

Die Epitheloberfläche würde im Bereiche der Placentarstelle unregelmässiger im Kontur erscheinen als neben derselben; auch ist die ganze Anordnung des Epithels an ersterer insofern eine andere, als zwar jetzt eine ununterbrochene Epithellage sicher vorhanden ist, in den verschiedenen Abschnitten derselben die Höhe der Epithelzellen aber wechselt. Sie ist bisweilen eine sehr geringe, während sie an anderen Stellen etwas zunimmt. Im ganzen besitzt die Placentarstelle ein niedrigeres Epithel als die angrenzenden Teile der Uterusschleimhaut, dasselbe kommt aber den bleibenden Verhältnissen doch bereits nahe.

An den Durchschnittspräparaten des eben beschriebenen Uterus finden wir in dem Bindegewebe jetzt auch, mehr oder minder zahlreich an den verschiedenen Stellen, Blutkörperchen haltende Wanderzellen vor. Diese Zellen nehmen ihren Inhalt an roten Blutkörperchen aus den zahlreich vorhandenen Extravasaten auf; sie finden sich bei der Katze in den wesentlich gleichen Formen vor wie bei der Hündin, zeigen nur in ihrer Anordnung einige Besonderheiten, auf die wir noch zurückkommen. Da die Einzelheiten über Bau und Form der Zellen von Strahl ausführlich beschrieben worden sind, so verzichten wir an dieser Stelle darauf, auf diesen Punkt genauer einzugehen, sondern verweisen auf die Arbeit von Strahl.

Wir fügen dem oben Geschilderten gleich hinzu, wie die Durchschnitte eines Uterus vom siebenten Tag, also Ende der ersten Woche nach dem Wurf, bei der Katze aussehen. Wir

können hier sagen, dass an ihnen ein weiterer bedeutender Fortschritt vom puerperalen zum nicht puerperalen Zustand zu bemerken ist. Die ganze Uteruswand speziell die Schleimhaut ist wieder schmaler geworden, und namentlich neben den Placentarstellen ist die Intercellularsubstanz in dem Bindegewebe der Schleimhaut, besonders unmittelbar unter dem Epithel, sehr zurückgegangen, so dass die Zellen hier jetzt dicht aneinandergelegen sind, ähnlich dem, wie man es sonst im Uterus findet.

Was den Bau der Placentarstelle anlangt, so sehe ich, dass an zwei aus etwa gleicher Zeit mir vorliegenden Uteris die Verhältnisse nicht ganz übereinstimmen; es erklärt sich dies wohl dadurch, dass selbstverständlich zeitliche Schwankungen innerhalb der Rückbildungsvorgänge stattfinden können. Diese in ihrem Werte sicher zu beurteilen, erlaubt nur ein sehr reichliches Material.

Die Unterschiede der beiden eben genannten Uteri bestehen darin, dass bei dem einen die freie Schleimhautoberfläche bereits glatt, gleichmässig erscheint und dass hier die Placentarstelle von dem nicht placentaren Teil hauptsächlich sich durch ihren Mangel an Drüsen unterscheidet. Bei dem anderen Uterus deutet schon der unregelmässige Oberflächenkontur, der hier und da durch obliterierte Gefässstümpfe bedingt ist, auf eine noch nicht so weit vorgeschrittene Rückbildung, und die Untersuchung der Epithelien bestätigt dies insofern, als wir hier in den sehr zahlreich vorhandenen, von der Oberfläche in die Tiefe gehenden Gruben die Syncytialbildung noch in einem sehr ausgesprochenen Masse vorfinden. Wir sehen hier geweblich vollkommen die gleichen Bilder, wie wir sie unter der reifen Placenta erkennen; die Übereinstimmung geht so weit, dass wir sogar die eigentümlichen Netzwerke der Zellen und die aus denselben hervorgehenden Detritusmassen, wie wir sie oben beschrieben haben, vorfinden.

Die Angaben von Kiersnowski bestätigend, können wir

zufügen, dass wir bei dem erstgenannten Uterus innerhalb des Epithels, und zwar an der Oberfläche sowohl als in der Tiefe der Drüsen zahlreiche Mitosen nachweisen konnten. Das Epithel zeigt hier fernerhin eine bemerkenswerte Erscheinung, die schon an den Präparaten von 1 $\frac{1}{2}$  Tagen nach dem Wurf, aber weniger ausgesprochen als jetzt, nachzuweisen war, und die Kiersnowski wie für andere Tiere so speziell für die Katze beschrieben hat. Es sind die zwischen den Epithelien sowohl der Schleimhautoberfläche wie der Drüsen vorkommenden Stiften, dunkel gefärbte, schmale Gebilde ohne sichtbare Struktur und von gleichmässig glänzendem Aussehen. Dass es sich hier um Zerfallserscheinungen handeln könne, wie Kiersnowski dafür erachtet, ist nicht zu bestreiten. Bemerken möchte ich nur, dass man an solchen Stellen, an denen der Schnitt etwas flächenhaft durch das Oberflächenepithel gefallen ist, sieht, wie dieselbe dunkler gefärbte Masse in sternförmig verästelter oder auch netzförmiger Anordnung zwischen die Epithelzellen sich erstreckt und hier mehr den Eindruck einer zusammenhängenden, geronnenen intercellulären Flüssigkeit macht. Endlich weisen wir darauf hin, dass ähnliche Bilder schon vor Jahren von Friedländer („Physiologisch-anatomische Untersuchungen über den Uterus“, Leipzig 1870) und nach ihm von Strahl („Untersuchungen über den Bau der Placenta“, Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abteilung. 1889 Supplement) beschrieben sind. Letzterer hat die Erscheinung auf durchwandernde Leukocyten zurückgeführt; immerhin wäre es für das uns hier vorliegende Objekt möglich, dass die gleichen Bilder durch verschiedene materielle Unterlagen bedingt sein können.

In den beiden eben beschriebenen Uteris finden wir ziemlich reichlich die blutkörperchenhaltigen Wanderzellen, deren Zahl namentlich in dem einen Uterus eine sehr grosse ist. Dabei würden die Zellen nicht auf die Placentarstelle beschränkt sein, sondern sich fast gleichmässig durch die ganze Schleimhaut hin-



durch erstrecken. Nach Behandlung mit Osmiumlösung liessen sich in vielen derselben schwarze Körner nachweisen, die wohl auf Fett zu beziehen sind. Wir erwähnen dies Vorkommen deshalb hier besonders, weil sich eine ähnliche Erscheinung bei der Hündin findet, wo sie von Strahl beschrieben und auf die Aufnahme des Fettes aus zerfallenen Epithelzellen zurückgeführt ist. Bei der geringen Menge desselben im Epithel würde hier eine solche Herkunft des Fettes auszuschliessen sein.

Wie anders verhält sich der Uterus der Hündin in der ersten Woche nach dem Wurf. Wir sehen, dass bei dieser von einer Rückbildung in dem Sinne, wie wir sie beim Uterus der Katze eben beschrieben haben, vorerst keine Rede ist. Es treten namentlich an der Placentarstelle eine ganze Reihe von bemerkenswerten Umwandlungen auf, sowohl Epithel als Bindegeewebe betreffend, von denen bei der Katze sich nichts nachweisen lässt. Da wäre für das Epithel zu nennen die Abstossung eines Teiles der Zellen, die soweit gehen kann, dass ein grösserer Teil der Placentarstelle epithelfrei wird; ferner die Verschiebungen innerhalb des Epithels, die dazu bestimmt sind, zur Deckung des so entstandenen Defektes zu führen. Sodann die Veränderungen in der Bindegewebslage, die die Ausbildung einer dicken Schicht der Decidua puerperalis und Umlagerungen in den Bindegewebszellen bedingen, welche letztere sich in dem Auftreten und der Anordnung der Fibroblasten bemerkbar machen. Von alledem finden wir bei der Katze nur Andeutungen oder gar nichts.

Es ist namentlich die Ausbildung der Decidua puerperalis, welche dem puerperalen Uterus der Hündin ein so überaus charakteristisches Aussehen verleiht. Die grossen Zellen derselben mit ihrem feinkörnigen Protoplasma und ohne jede Spur einer Intercellularsubstanz entwickeln sich bei der Hündin zu einer ganz ungemainen und unerwarteten Ausdehnung. Sie treten, wenn auch noch nicht in dieser frühen, so doch in einer etwas späteren Zeit an die Stelle von fast einem Drittel der gesamten Lage, die von Strahl als



Drüsendeckschicht bezeichnet ist. Sie verdrängen dabei die Inter-cellularsubstanz vollkommen, so dass derjenige Teil der Uteruswand, in dem sie sich entwickeln, lediglich eben aus diesen grossen Zellen besteht. Neben denselben würden dann sehr erhebliche Verschiebungen auch in demjenigen Teile des Bindegewebes eintreten, in welchem wir von dem Auftreten der Decidua-zellen nichts erkennen können.

### **Veränderungen in der zweiten Woche nach dem Wurf.**

Die Unterschiede zwischen Hündin und Katze treten noch auffälliger hervor, wenn wir ein ein wenig älteres Stadium vergleichen. Ein Uterus der Katze aus etwa der Mitte der zweiten Woche nach dem Wurf zeigt uns auf dem Durchschnitte Bilder, welche dem nicht puerperalen nunmehr wieder sehr nahe kommen. Die Muskulatur dürfte am ehesten noch eine gewisse Verstärkung zeigen, auch ihre einzelnen Elemente sind wohl noch grösser als in späterer Zeit. (Es war dies einer von denjenigen Fällen, in welchen die Rückbildung der Muskulatur langsam vorgeschritten ist.)

Die Schleimhaut dagegen erscheint kaum mehr wesentlich verdickt. Ihr Epithel allerdings unterscheidet sich durch die Grösse und Form der einzelnen Epithelzellen und namentlich ihrer Kerne doch noch sicher von den nicht puerperalen Uterinepithelien der Katze. Die Zellen sind breiter als sonst und besitzen sehr viel grössere ovale Kerne mit deutlichen Kernkörperchen, so dass aus diesem Umstande eine Bestimmung des Uterus als puerperal noch möglich ist. Die Uterinepithelien lassen die Erscheinung der Kernteilung ebenso wie in etwas früherer Zeit, auch hier an unseren Präparaten deutlich erkennen. Ebenso finde ich in ihnen auch die oben aus früheren Stadien geschilderten dunkler gefärbten Stäbchen vor. Die Placentarstelle erscheint noch ein wenig unregelmässiger, und es sind an ihr auch

die oben erwähnten grösseren epithelgekleideten Räume vorhanden, die allerdings in diesem Falle keinen färbbaren Inhalt besitzen.

Die Bindegewebslage der Schleimhaut ist nicht stark und an der Placentarstelle wie neben dieser ziemlich gleichmässig entwickelt. Auch sie würde durch die Grösse ihrer Zellen und durch eine etwas lockerere Anordnung der Inercellularsubstanz sich noch von dem nicht puerperalen Uterus unterscheiden. Auch in diesem Uterus sehen wir sehr reichliche Wanderzellen, die ebenfalls teils Blutkörperchen, teils Fett in ihrem Innern einschliessen, in gleicher Weise wie oben beschrieben. Auch hier sind die blutkörperchenhaltigen Zellen durch das ganze Bindegewebe der Schleimhaut verstreut, ohne dass man sagen könnte, dass ihre Zahl an der Placentarstelle überwiegt. Es ist dieses Verhalten insofern auffällig, als wir bei anderen Objekten die Ansammlung der blutkörperchenhaltigen Zellen vorwiegend an der Placentarstelle finden. Wir vermögen einen Grund für das abweichende Verhalten hier aus unserem Material nicht recht anzugeben. Wir müssen die Möglichkeit offen lassen, dass es sich vielleicht — wie dies auch Bonnet früher für den Wiederkäueruterus angegeben hat — um eine Alterserscheinung dabei handelt, dass also bei älteren Tieren an und für sich eine stärkere Pigmentierung der Uterinschleimhaut vorhanden wäre, die bei jüngeren fehlt. Wir machen aber im übrigen darauf aufmerksam, dass von Strahl im Hundeuterus Ortsverschiebungen der blutkörperchenhaltigen Zellen beobachtet worden sind, und dass solche natürlich auch für den vorliegenden Fall möglich wären. Eine Entscheidung der Frage sind wir, wie gesagt, für jetzt nicht in der Lage zu geben. Erwähnenswert erscheint mir, dass in dem vorliegenden Uterus, allerdings nur an einigen wenigen Stellen, an diesen aber vollkommen deutlich, Vergrösserungen von in Gruppen gestellten Bindegewebszellen sich beobachten lassen, welche alsdann vollkommen das Bild derjenigen Zellen

liefern, die von Strahl als *Decidua puerperalis* bei der Hündin beschrieben sind. Wir betonen aber nochmals, dass das Vorkommen dieser Zellen für die Katze ein ausnahmsweises und sehr beschränktes ist.

Wir fügen dem eben Geschilderten gleich hinzu, dass wir auch Präparate von dem Uterus von Katzen etwa aus dem Ende der dritten Woche nach dem Wurf untersucht haben, und dass es an ihnen uns schon Mühe macht, den Uterus überhaupt noch als puerperal zu bestimmen. An Schnitten durch die Uteruswand des uns aus dieser Zeit vorliegenden Objektes zeigt sich, dass eine fast vollkommene Rückbildung stattgefunden hat. In denselben sahen wir auch hier noch grössere epithelausgekleidete Räume, die somit für den puerperalen Uterus charakteristisch sind. Die Verhältnisse des Baues der Schleimhaut des Hund uterus aus gleicher Zeit sind auch für die zweite und dritte Woche post partum vollkommen andere. Man erkennt schon makroskopisch den Uterus, namentlich wenn er eröffnet ist, an seiner starken, elfenbeinartig gefärbten, fetthaltigen Schleimhaut und an den Strassen der Placentarstellen als puerperal. Auch das mikroskopische Bild würde ein von dem der Katze vollkommen abweichendes sein. Speziell für den Unterschied des Epithels heben wir neben den Zellformen auch das Verhalten der Kernteilungsfiguren hervor, das bereits Kiersnowski und Strahl aufgefallen ist. Während nämlich bei der Katze von gewisser Zeit an Mitosen innerhalb des Epithels beobachtet werden, gelang dies für die Hündin weder Kiersnowski noch Strahl. Letzterer schildert die Verhältnisse so, dass er sagt, für die Hündin wird bereits während der Tragzeit soviel Material an Epithel zur Bedeckung der Defekte geschaffen, dass ein erheblicher Überschuss nach dem Wurf vorhanden ist. Es braucht also nur abgestossen zu werden und dann das vorhandene Material sich zu verschieben, um einen vollständigen Epithelüberzug wieder

herzustellen. Ein gleicher Überschuss an Material findet sich vielfach bei den Säugern, er ist auch bei der Katze ebenso wie bei den darauf untersuchten Nagern vorhanden, ein Überschuss, der mehr als ausreichen würde, um die vorhandenen immerhin geringfügigen Defekte des Epithels zu decken. Wenn wir trotzdem nun bei Katze und bei Nagern in so erheblichem Grade Kernteilungsfiguren auftreten sehen, so würde diese Erscheinung wohl nur so zu erklären sein, dass hier von dem vorhandenen Material mehr ausgestossen wird, als späterhin für die Uteruswand notwendig ist. Der so entstandene Verlust muss dann auf dem Wege der Kernteilung ersetzt werden und würde zu einer gewissen Verjüngung der Epithelien führen. Die Abstossung der Epithelien ist übrigens eine so allmähliche, dass sie ohne irgend welche gröberen Insulte der Uteruswand abläuft; es ist sogar schwer dieselbe im Präparat zu verfolgen, wenn man nicht, wie oben erwähnt, mit Kiersnowski das Auftreten der Stiftchen hierfür in Anspruch nehmen will.

Dass auch die Bindegewebslage der Schleimhaut bei der Hündin in der eben beschriebenen Zeit sich sehr wesentlich von der der Katze unterscheidet, ergibt sich daraus, dass sie in vieler Beziehung jetzt noch mit dem übereinstimmt, was wir von den Präparaten der ersten Woche beschrieben haben. Auch in dem weiteren Fortgang der Rückbildung bei der Hündin, welche erst viele Wochen nach dem Wurf eintritt, sind die Veränderungen, welche hier durchgemacht werden, ganz andere, bedingt eben durch die Eigenart des Baues des Schleimhautbindegewebes. Es würde uns zu weit führen, dieselben hier alle im einzelnen namhaft zu machen, wir verweisen vielmehr nach dieser Richtung auf die Mitteilungen von Strahl über den gleichen Gegenstand.

Wir haben bei der innerhalb der ersten Wochen soweit vorgeschrittenen Rückbildung der Uterusschleimhaut der Katze für unsere Zwecke es nicht für nötig gehalten, noch erheblich mehr



der Zeit nach hier anschliessende Stadien zu untersuchen. Es sei nur noch erwähnt, dass uns unter unseren Präparaten ein solches von einer Katze vorliegt, welche etwa ein halbes Jahr vorher geworfen hatte. Die Katze wurde während der Winterszeit (Dezember) getötet, also zu einer Zeit längerer Ruhe zwischen den einzelnen Geschlechtsperioden. Der Uterus erwies sich dementsprechend, wie wir das bei Raubtieren aus solcher Zeit zu sehen gewohnt sind, klein und stark rückgebildet, die Placentarstelle (das Tier hatte im Juni vorher nur ein Junges geworfen) erschien aber ebenso, wie man das bei der Hündin längere Zeit nach dem Wurf findet, makroskopisch bereits als brauner Streifen; und unsere Durchschnitte lehrten, dass jetzt hier ein Verhalten vorlag, ganz ähnlich demjenigen von Uteris von Hündinnen, welche längere Zeit nach dem Wurf getötet sind. Die sonst sehr niedrige und dünne Schleimhaut liess wieder, und zwar so gut wie ausschliesslich an der Placentarstelle, die Ansammlung der blutkörperchenhaltigen Zellen erkennen. Die Anordnung des Pigmentes war so, dass wir für die Hauptmasse desselben auch jetzt noch eine Lagerung in Wanderzellen annehmen müssen, welche vorwiegend die tieferen Teile der Schleimhaut unmittelbar unter der Muskulatur einnehmen, in einzelnen wenigen Exemplaren sich auch noch in das Bindegewebe zwischen die Muskelzellen hinein erstreckten. Das Pigment erschien dabei noch vollkommen goldgelb und zum Teil in grösseren, zum Teil in feineren Partikeln und gab eine sehr deutliche Eisenreaktion. Einen weiteren Unterschied als diesen vermochten wir an der Placentarstelle gegenüber den anliegenden Teilen der Uteruswand nicht zu finden.

Stellen wir zusammen, was sich aus dem Vergleich des Hundeuterus mit demjenigen der Katze post partum ergibt, so kann man sagen, dass fast in allen wesentlichen Punkten beträchtliche Unterschiede zwischen beiden Formen beobachtet



werden. Was die allgemeineren Verhältnisse anlangt, so fällt hier vor allem auf, wie ausserordentlich verschieden die Zeitdauer ist, welche die Rückbildung des Uterus bei den beiden Tieren beansprucht. Während bei der Katze streng genommen eigentlich nur Tage erforderlich sind, um die Uterinschleimhaut wenigstens wieder in einen Zustand zu bringen, der dem nicht puerperalen zum mindesten sehr nahe steht, würde bei der Hündin für die gleiche Umwandlung ein Zeitraum von mehreren Monaten nötig sein. Und während wir es bei der Katze doch lediglich nur mit einer rasch verlaufenden Involution zu thun haben, würden bei der Hündin mannigfache Umbildungsvorgänge der verschiedensten Art zu erkennen sein. Wir würden demgemäss sowohl in den Epithelien als in den Bindegewebsschichten der Schleimhaut und endlich in der Anordnung der Drüsen die wesentlichsten Verschiedenheiten zu verzeichnen haben. Wir müssen auf Grund unserer Untersuchungen annehmen, dass diese Unterschiede bis zu einem gewissen Grade wohl durch Abweichungen im Bau der Uteri selbst bedingt sind, doch müssen wir dabei zufügen, dass dieselben für gewöhnlich an dem Uterus allerdings nur in geringem Grade hervortreten, dass sie aber deutlich werden, sobald der Uterus sich anschickt in die Geschlechtsperiode einzutreten, d. h. also zur Zeit der Brunst. Wir sind in der Lage, an unseren Präparaten einen brünstigen Hund uterus von einem solchen der Katze durch die Art und Weise in der Anordnung der Uterindrüsen sehr wohl als der einen oder anderen Tierform zugehörig bestimmen zu können. Und die Weiterentwicklung des Uterus während der Tragzeit, besonders also die Anlage der Placenta, dann aber auch der Bau der Uteruswand neben dieser machen es uns leicht, die beiden Arten von einander zu unterscheiden; und wir können denn auch sagen, dass hierdurch auch die Abweichungen der puerperalen Uteri voneinander bedingt sind. Da wäre für das Verhalten der Epithelien hervorzuheben die Bildung der Fettzellen bei der

Hündin, diejenige der sternförmigen Syncytien bei der Katze, zwei Erscheinungen, die auffällig genug sind, um jedem der Uteri sein eigenartiges Gepräge zu verleihen. Es ist dabei zu beachten, dass die genannte Erscheinung bei der Hündin insofern für die Beurteilung von besonderer Wichtigkeit ist, als dieselbe dem Uterus noch für längere Zeit hindurch sein charakteristisches Aussehen aufdrückt. Ist doch die Entledigung des Fettgehaltes der Epithelzellen überhaupt der letzte Vorgang, welcher von dem puerperalen zu dem nicht puerperalen Zustand hinüberleitet. Anders bei der Katze, bei welcher zwar auch eine Veränderung, namentlich ein Grösserwerden der Epithelzellen beobachtet wird, die es uns wenigstens eine Zeit lang nach dem Wurf noch ermöglicht, den puerperalen Uterus als solchen zu bestimmen, die aber keineswegs eine so hochgradige ist wie bei der Hündin. Eine Fettbildung mag hier und da vorkommen, ist aber jedenfalls eine ganz vereinzelte Erscheinung. Ebenso wie die Fettbildung bei der Hündin ist hier das Auftreten von Syncytien lediglich als ein Überrest aus der Tragzeit aufzufassen. Bei beiden, können wir zufügen, handelt es sich um besondere Ernährungsformen des Fötus. Die Ernährung desselben wird bei der Katze durch das Syncytium insofern unterstützt, als ein Teil desselben, und zwar ein ziemlich beträchtlicher, zerfällt, und seine Zerfallsprodukte direkt von den Chorionepithelien des Fötus aufgenommen werden, eine Erscheinung, die wir ja auch anderweit beobachten. Zur Zeit des Wurfes ist nun das Epithel eines Teiles der Uterindrüsen im Zustand der Syncytialbildung, wie es scheint allerdings nicht überall gleichmässig, und wenn die Placenta dann ausgestossen wird, so bleibt eine Anzahl solcher mit Syncytien ausgekleideter Drüsen übrig, und diese sind es, die wir nachher an den Schnitten des puerperalen Uterus wiederfinden. Eine Bedeutung werden sie für diesen nicht mehr besitzen; soweit man aus den Präparaten ablesen kann, gehen die-

selben auch hier zu Grunde, und ihre Zerfallsprodukte werden mit den Lochien nach aussen ausgestossen.

Wie bereits oben erwähnt, würde bei Hündin und Katze das Verhalten der Uterinepithelien, abgesehen von den eben genannten Umständen, auch insofern unterschieden sein, als bei der ersteren für die Neubildung nur dasjenige Material verwandt wird, welches bereits während der Tragzeit unterhalb der Placenta und neben dieser geschaffen ist; man bemerkt wenigstens späterhin nichts mehr von der Zell- oder Kern-Vermehrung, während die im Epithel des Katzenuterus nach dem Wurf auftretenden Mitosen auf eine so weit gehende Ausschaltung des alten Materials deuten, dass eine Ergänzung durch neu zu schaffendes notwendig ist. Es würden diese Verhältnisse erinnern an die entsprechenden, wie sie von Strahl und Kiersnowski übereinstimmend für den Uterus einer Anzahl von Nagern festgestellt sind.

Schliessen wir an die Besprechung der Epithelien gleich eine solche von dem Verhalten der Drüsen an, so würden auch nach dieser Richtung Hündin und Katze merkbare Unterschiede zeigen, welche ebenfalls zurückzuführen sind auf die Eigentümlichkeiten des Baues des Uterus während der Tragzeit. Bei der Hündin findet während dieser eine derartige allgemeine Vergrösserung der Drüsen statt, dass nicht nur seitlich neben der Placenta eine ganz gleichmässige Drüsenschicht erhalten bleibt, sondern dass man auch unter der Placenta eine solche in beträchtlicher Ausdehnung findet, trotzdem ein grösserer Teil der Drüsen zu dem Aufbau der Placenta verwandt wird.

Anders bei der Katze. Hier würde zwar neben der Placenta noch eine vollkommene Drüsenschicht während der Tragzeit bestehen, allein in dem Placentarbereich selbst wird ein weitaus grösster Abschnitt der Drüsen mit in die Placenta eingezogen. Die äussersten Zottenspitzen tauchen zwar noch in erweiterte Drüsen ein, ebenso wie bei der Hündin, allein unter diesen würden nur ganz spärliche, kleine Drüsenteile noch zu finden

sein. Der Unterschied für den puerperalen Uterus ist hiermit gegeben. Bei der Hündin werden in gleicher Weise an der Placentarstelle und neben dieser nach Entfernung der Placenta Drüsen in reicher Zahl vorhanden sein, welche im einzelnen wohl Verschiedenheiten zeigen, jedenfalls aber überall reichhaltig nachweisbar sind. Bei der Katze wird die Placentarstelle durch einen gewissen Mangel an Drüsen charakterisiert sein, es fehlen dieselben zwar nicht vollkommen, erscheinen aber sichtlich reduziert. Und dies würde nicht nur für die Zeit unmittelbar nach dem Wurf gelten, sondern es würde dadurch auch noch auf weitere Zeit post partum der Placentarstelle ein gewisses eigentümliches Aussehen verliehen. Später werden dann auch hier die Drüsen ergänzt, offenbar durch Neucinstülpung von der Epithelfläche her. Es liegt der Gedanke nahe, dass mit der Neubildung und dem Wachstum dieser Drüsen die Vermehrung des Zellmaterials des Epithels durch Mitose im Zusammenhang steht.

Auch die Verhältnisse des Bindegewebes zeigen bei Hündin und Katze wesentliche Unterschiede. Während wir solche bei den Epithelien während des Aufbaues der Placenta und gerade durch diesen bedingt kennen gelernt haben, treten die Verschiedenheiten der Bindegewebslage der Hauptsache nach eigentlich erst im Puerperium hervor.

Zwar fehlt bei der Katze die der Hündin zukommende starke Drüsendeckschicht fast gänzlich, es tritt aber diese Abweichung vollkommen zurück gegen die Differenzen im feineren histologischen Bau der Teile. Das, was dem puerperalen Uterus der Hündin sein eigentümliches Gepräge aufdrückt, ist die Entwicklung der Zellen der Decidua puerperalis, die zwar schon zur Zeit des Tragens eingeleitet ist, aber doch erst während des Puerperiums zur eigentlichen Ausbildung kommt. Diese fehlt vollkommen bei der Katze, wie wir für eine Reihe von Fällen feststellen konnten, während sie in anderen nur durch wenige,



kaum in Betracht kommende Zellen angedeutet ist. Auch die Verschiebungen in der Bindegewebslage, die bei der Hündin sich durch das Auftreten der wandernden Fibroblasten bemerkbar macht, vermissen wir bei der Katze, welche demnach nach den genannten beiden Richtungen mehr eine Übereinstimmung mit dem Uterus der Nager aufweist.

Wieder mehr Ähnlichkeit zeigt allerdings dann das Verhalten derjenigen Wanderzellen, die wir als Leukocyten ansprechen müssen, und für welche die Aufnahme von Pigment so charakteristisch ist, das sie durch Verarbeitung extravasierter roter Blutkörperchen bilden. Wir müssen sagen, dass wir nach dieser Richtung eine weitgehende Übereinstimmung zwischen Hündin und Katze finden. Bei beiden sind es grosse, mononukleäre Zellen, welche die Blutkörperchen aufnehmen und weiter in sich verarbeiten, und bei beiden wird eine gewisse Verbreitung der Zellen, ein Wandern innerhalb der Uterinschleimhaut festzustellen sein. Während bei der Hündin die Ansammlung der Pigmentzellen an der Placentarstelle bereits zu einer Zeit erfolgt, während welcher die übrigen Abschnitte der Wand noch keineswegs alle ihre Rückbildung durchlaufen haben, können wir für die Katze feststellen, dass zeitweilig eine ganz diffuse Pigmentierung der Wand vorhanden ist, wogegen bei älteren Uteris, die uns allerdings in nur geringer Zahl vorliegen, die Placentarstelle allein die eigenartige Verfärbung zeigt. Auffällig ist, dass trotz sonstigen Mangels von Fett in der Uterus-schleimhaut der Katze doch vielfach fetthaltige Wanderzellen gefunden werden. Es können diese dann das Fett wohl nur in sich selbst gebildet haben. Dies würde vielleicht auch dann bei der Hündin vorkommen können, bei welcher nach Strahl die fetthaltigen Wanderzellen sehr häufig sind.

Fügen wir endlich noch hinzu, dass die Muskulatur des Uterus im Gegensatz zur Schleimhaut durch die Grösse ihrer



Elemente ihren puerperalen Charakter bei der Katze länger nachweisen lässt, als bei der Hündin, also in dieser Beziehung sich auffälliger Weise anders verhält, als die Schleimhaut, so glauben wir damit zusammengestellt zu haben, was sich an unseren Präparaten an Unterschieden ergeben hat.

In vielen Beziehungen gehen die Variationen in der Placentarbildung bei den einzelnen Säugern ganz ungemein viel weiter, als wir sie in den puerperalen Uteris finden; immerhin erscheint es bemerkenswert, wenn sie doch noch in so erheblichem Grade, wie dies eben geschehen, sich für einander so nahestehende Tiere, wie Hund und Katze nachweisen lassen. Sie werden naturgemäss um so grösser, je weiter die Tiere selbst von einander abweichen, wie sich aus den bisher vorliegenden Untersuchungen annehmen lässt.

Es sind dann auch durch die Fortsetzung derselben, wie wir jetzt schon sagen können, weitere Aufschlüsse zu erwarten. So kommen merkwürdigerweise sogar Unterschiede in der Rückbildung während des Puerperiums zwischen Hund und Fuchs vor, welche Tiere sich doch in ihrem Placentaraufbau ganz ausserordentlich nahe stehen. Bei der Füchsin ist der Verlauf der Rückbildung ein sehr viel rascherer als bei der Hündin, so dass der Gedanke nahe gelegt wäre, es möchten die Eigenarten der letzteren durch die Domestikation bedingt sein, wenn nicht bei der ebenfalls domestizierten Katze die Verhältnisse nun auch wieder andere wären.

Es möge ferner hier kurz erwähnt sein, dass sich z. B. auch bei *Talpa* in mancher Beziehung bemerkenswerte Erscheinungen nachweisen lassen. Soweit wir aus der Untersuchung einer Anzahl puerperaler Uteri derselben jetzt mitteilen können, findet hier eine Loslösung der Eihäute in ganz ähnlicher Weise statt, wie wir sie für die Wiederkäuer kennen, d. h. es wird mit dem Eisack zugleich der fötale Teil der Placenta bei der Geburt

entfernt, während der mütterliche vorerst zurückbleibt, indem die Zotten aus dem von der Uteruswand gebildeten Placentarvulst herausgezogen werden und der letztere, also eine Decidua serotina, wenn wir so sagen dürfen, erst im Verlauf einiger Zeit nach dem Wurf ausgestossen wird. Es würden, wenn sich diese Verhältnisse bei weiterer Untersuchung bestätigen, hier Erscheinungen vorliegen, die gewissermassen einen Übergang von indeciduaten zu deciduaten Formen darstellten. Übereinstimmend mit den indeciduaten wäre, dass bei der Geburt vorerst nur fötale Teile entfernt werden, während ein Abwerfen einer Decidua dann im Laufe des Puerperiums folgen würde. Eine genauere Feststellung der Thatsachen nach dieser Richtung hin ist einer weiteren Forschung überlassen, für welche überhaupt der puerperale Uterus nach den verschiedensten Richtungen hin ein empfehlenswertes Objekt abgibt.



DIE  
PAARIGEN EXTREMITÄTEN  
DER  
WIRBELTIERE.

II.  
DAS CHEIROPTERYGIUM.

VON  
**DR. S. MOLLIER,**  
PRIVATDOZENT UND PROSEKTOR AM ANATOMISCHEN INSTITUT DER  
UNIVERSITÄT MÜNCHEN.

*Mit 39 Figuren auf Tafel XXXI/XXXVIII.*





Schon in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts finden wir in den Schriften mehrerer hervorragender Anatomen und Zoologen den Gedanken an eine gemeinsame Urform aller Wirbeltierextremitäten auftauchen. Mit dem Fortschritte der vergleichenden Anatomie und Embryologie entstanden aus diesen Vorstellungen zwei Theorien, welche bald auf die Wissenschaft einen durchgreifenden Einfluss gewannen. Es war dies die im Jahre 1870 von Gegenbaur begründete Archipterygiumtheorie und zweitens die sechs Jahre später gleichzeitig von Balfour, Thacher und Mivart begründete Seitenfaltentheorie, oder die Theorie des segmentalen Aufbaues der Extremität, wie man sie auch nennen könnte. Beide Theorien gingen zunächst an die unerlässliche Aufgabe, die verschiedenen Formen der paarigen Flossen auf eine Grundform zurückzuführen, um von dieser aus die Anknüpfung an die höhere Wirbeltierextremität, zunächst an die der Amphibien zu suchen.

Gegenbaur leitete von der biserialen Grundform des Flossenskelettes (*Ceratodus*) zunächst die uniseriale Form der Selachierflosse ab und von dieser wiederum das Gliedmassenskelett der höheren Wirbeltiere. Gegenbaur schreibt: Am Skelett der Vorderextremität der höheren Wirbeltiere lässt sich also im wesentlichen die gleiche Einrichtung wie am Metapterygium der Brustflosse der Selachier erkennen. Eine Folge von Skelettstücken, von denen die proximalen stärker sind als die

distalen, bildet die Stammreihe, an welchen seitlich gegliederte Radien sitzen. Bei den Selachiern sind diese zahlreicher. Die oberen Glieder der Stammreihe, vor allem das Basale, tragen viele Radien. Bei den Amphibien tritt von jedem Gliede der Stammreihe, auch von dem aus dem Basale des Metapterygium hervorgegangenen „Humerus“ nur ein Strahl ab, der wieder gegliedert ist und wie die folgenden Strahlen einige seiner Glieder in plattenförmige Stücke umgewandelt zeigt, die zusammen einen besonderen Abschnitt bilden, den Karpus von dem die Enden der Strahlen als Metakarpus und Phalangen hervorgehen. Bei Amphibien ist der Stamm des Archipterygiums in einer lateralen Reihe von Skelettteilen zu suchen, die vom Humerus durch Radius zum ersten Finger verläuft. Auf die hieran gereihten Strahlen verteilen sich die übrigen Skelettteile. Das gleiche ist bei der hinteren Extremität der Fall.

Eine ernste Kritik erfuhr diese Ableitung der höheren Wirbeltierextremität durch Huxley (73). Er machte zunächst auf das Unwahrscheinliche der von Gegenbaur konstruierten Stammreihe für die Extremität der höheren Wirbeltiere aufmerksam, durch welche der Radius und der fünfte Finger eine postaxiale Lage einnehmen, während sie doch bei sämtlichen Wirbeltieren thatsächlich präaxial sind. Huxley erklärte ferner das Cheiropterygium nicht von der Selachierflosse ableitbar. Nach seiner Ansicht hat sich dasselbe aus dem Archipterygium (Ceratodus) in gerade entgegengesetzter Weise wie das Ichtyopterygium entwickelt. Denn während die hochentwickelten Flossenformen aus der Grundform durch Verkürzung des axialen Skelettes und durch Annäherung distaler Elemente an den Schultergürtel entstanden zu denken seien, bei gleichzeitiger Vermehrung der Strahlen, wird das Cheiropterygium durch Verlängerung der Stammreihe, durch Abrücken ihrer distalen Elemente von dem Schultergürtel und durch Verminderung der Strahlenzahl sich gebildet haben. Die Achse des Archipterygiums

ist in dem Cheiropterygium in einer Linie durch den Humerus, das Intermedium, das Centrale und den dritten Finger zu suchen. Beiderseits sitzen dieser Achse je zwei Paare von Strahlen (Parameren) an. Es ist mithin das Cheiropterygium als biserial Form direkt aus dem Archipterygium von *Ceratodus* ableitbar. — Über die Stellung der Extremitäten der höheren Wirbeltiere im Vergleich zu der Fischflosse, machte Huxley darauf aufmerksam, dass sowohl bei den Amphibien wie bei den Fischen die Extremität sich einer Drehung unterzogen habe, welche aber bei beiden in entgegengesetztem Sinne vor sich gegangen sei, so dass die Skelettelemente auf der Dorsalseite der Achse der Fischflosse diejenigen der Ventralseite der Amphibienextremität entsprechen.

Durch Huxley aufmerksam gemacht, änderte Gegenbaur die Anwendung seiner Archipterygiumtheorie auf die höheren Vertebraten dahin, dass er nunmehr die Achse des Archipterygiums durch die Ulna und den fünften Finger legte, während er den Radius und den ersten Finger als präaxialen vordersten Strahl erklärte. Im übrigen hielt er aber an seiner Ansicht der uniserialen Strahlenanordnung fest, indem nach seiner Ansicht gegen die direkte Ableitung der Amphibien Gliedmassen aus der biserialen Urform gewichtige Gründe, vor allem die Duplizität des Centrale sprechen. —

In dieses Jahr fällt die Begründung der Seitenfaltentheorie durch Balfour (76), welcher bei Selachierembryonen die erste Anlage der paarigen Flossen in Übereinstimmung mit den unpaaren als ektodermale Längsleiste zu beiden Seiten des Rumpfes erkannte und aus diesem Befund als einzig mögliche Auslegung folgerte, dass die Extremitäten die Reste zweier, ursprünglich kontinuierlicher Seitenflossen seien.

Gleichzeitig mit Balfour und unabhängig von einander gelangten J. R. Thacher und G. Mivart durch vergleichend anatomische Untersuchung zu gleichen Resultaten wie Balfour

durch seine embryologischen. Bevor ich aber auf diese neue Lehre eingehe, müssen wir einem Forscher gerecht werden, der seiner Zeit voraus eilend 20 Jahre vorher Gedanken ausgesprochen hatte, welche erst durch Balfour — ja zum Teil sogar erst durch Forscher der neuesten Zeit wieder aufgenommen wurden und allgemeine Gültigkeit erlangten. Ich meine Goodsir, der im Jahre 1856 der British Association for the Advancement of Science eine grosse Arbeit vorlegte, deren dritter Abschnitt den Titel trägt: „On the Morphological Constitution of Limbs.“ Der Autor wendet sich hier gegen die Auslegungen Owens, welcher die alte von Oken begründete und von Carus geänderte Doktrin der Abstammung der Kopfgliedmassen in neuer Form wieder der Wissenschaft vorlegte. Aus einer Reihe für die damalige Zeit sehr genauer embryologischer Mitteilungen über die erste Anlage, Form und Stellung der paarigen Extremitäten, fasst er seine Ansicht über den morphologischen Bau derselben in mehreren Satzsätzen zusammen. Uns interessieren hieraus folgende:

A limb does not necessarily derive its elements from one somatome—about fifty segments of the trunk appear to contribute towards the structure of the great pectoral fin in the Ray.

The nervous elements of the limbs appear, as in other parts of the vertebrate animal, to indicate most distinctly the morphological constitution of the sclerous elements. About fifty spinal nerves contribute the greater part of their haemal divisions to the pectoral fin of the Ray; and there are about one hundred fin-rays—a pair of fin-rays to each nerve and derived from each sclerotome.—A more careful analysis than we yet possess of the number of spinal nerves, which supply branches to the limbs of the higher Vertebrata is still a desideratum in this department of the subject; but it appears to be extremely probable, that in the Mammalia at least five spinal nerves transmit filaments to the five distal divisions of the limb. It would

appear, too, that, notwithstanding their plexiform arrangement each nerve reach their own morphological district at the distal part of the limb.

Each sclerotome supplying elements to the structure of a limb supplies as a sclerous element a single actinapophysis; or, as in the Rays, an anterior and a posterior—that is a pair of actinapophyses.

The fin rays in the Fish, and the phalangeal metacarpal and metatarsal bones of the higher Vertebrata, are more or less persistent conditions of the distal segments of the primordial actinapophyseal elements of a limb.

Diese klaren Gedanken Goodsirs bedürfen keiner weiteren Worte. Es ist merkwürdig, dass dieselben in der folgenden Zeit völlig vergessen wurden, bis endlich Paterson wieder auf sie aufmerksam machte und dieselben in ihrem Werte erkannte. Sprechen wir also von der historischen Entwicklung der Lehre von der Phylogenie der paarigen Extremitäten, so dürfen wir Goodsir nicht zu nennen vergessen.

Kehren wir nun zurück zu den Begründern der Seitenfaltentheorie, so lehrten Thacher und Mivart in übereinstimmender Weise, dass die Wirbeltierextremitäten aus ursprünglich kontinuierlichen Seitenfalten sich entwickelt haben, welche den Wolffschen Leisten höherer Vertebraten homolog zu setzen sind. In diesen Falten entwickelten sich zunächst eine Serie von parallel gestellten und nach aussen gerichteten Strahlen, welche nach erfolgter Trennung der ersten gemeinsamen Anlage in die paarigen Extremitäten, an ihrer Basis mit einander verschmelzen und durch Einwachsen in die Rumpfwand den Extremitätengürtel erzeugen. Beide Forscher stimmen in der Ansicht überein, dass das Extremitätenskelett ein peripheres Produkt und kein direkter Abkömmling des Achsenskelettes sei. Schwerer wurde ihnen die Übertragung ihrer neuen Theorie auf die höheren Wirbeltierextremitäten. Thacher dachte sich



die Extremitäten der Uramphibien gleichfalls aus einzelnen Strahlen zusammengesetzt und zeichnete die virtuelle Verlaufsrichtung derselben für Ichthyosaurus und Cryptobranchus in folgendem Schema auf. Textfigur 1. Aber er sagt selbst, dass es noch eine Menge anderer Wege giebt, wie das Cheiropterygium aus einer Form mit parallelen Strahlen hervorgegangen sein

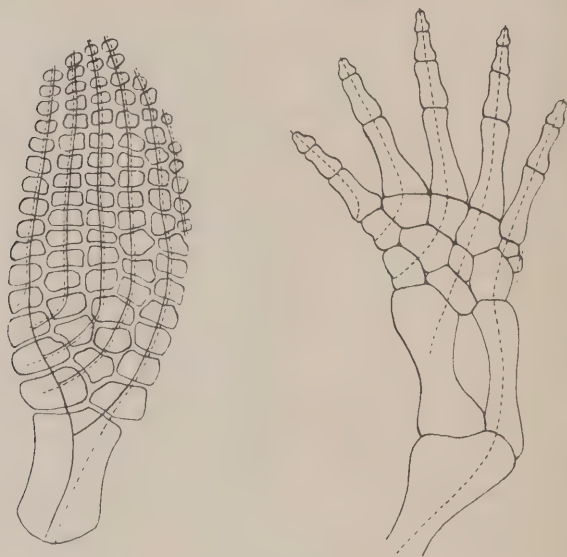


Fig. 1.

mag, und dass er seine Ansicht nur als eine sehr wohl mögliche mitteile. Noch vorsichtiger drückt sich Mivart in dieser Hinsicht aus. „Wenn die lateralen Flossen die Aufgabe bekommen, den Körper vom Boden zu erheben, so werden sie länger, gegliedert und verschmälert, so dass vielleicht die Linie des Propterygiums oder vielleicht die des Mesopterygiums zur Achse des Cheiropterygiums wird. Das distale Ende des werdenen Cheiropterygiums stammt entweder aus schon vorhandenen knorpeligen Teilen, welche sich nur vergrössern, oder aber es entwickelt neue und wandelt sich so allmählich in die bekannte

Form des Cheiropterygiums um. Es ist aber zur Zeit nicht möglich, den genauen Hergang dieser Umformung anzugeben.

Beide Autoren verteidigten ihre Theorie gegen die Archipterygiumtheorie Gegenbaurs, welche bereits in der Wissenschaft Eingang gefunden hatte, und treffend bemerkt Thacher: „Jede gegen die Archipterygiumtheorie gerichtete Ansicht wird erst dann sich halten können, wenn es ihr zu zeigen gelingt, dass die Ähnlichkeit zwischen den Flossen der Haie und Dipnoer bloss eine oberflächliche ist und wenn sie im stande ist zu zeigen, wie hier ein gewisser Schein von Ähnlichkeit aus einer völlig verschiedenen Entwicklungsreihe zu stande gekommen ist.“

Wiedersheim (76), dem es gelang, bei einer grossen Reihe recenter Amphibien ein doppeltes Centrale karpi resp. tarsi nachzuweisen, deutet diesen Befund zu Gunsten der Gegenbaurschen Lehre.

Bald nach erfolgter Publikation der Seitenfaltentheorie wurden die ersten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über die Bildung der Amphibienextremitäten von zwei deutschen Autoren Götte (79) und Strasser (79) veröffentlicht. Leider jedoch ohne Rücksichtnahme auf die neue Theorie der Extremitätenphylogenese, welche beiden Forschern noch unbekannt war.

Götte studierte die Entwicklung des Extremitätenskelettes der Molche und bezeichnet als Hauptergebnis seiner Untersuchung, dass es ihm gelungen sei, auch in der Ontogenese eine Bestätigung und im einzelnen sogar eine nähere Begründung der Archipterygiumtheorie zu finden. Die in der Entwicklung zu beobachtenden Skelettäste, welche auf einen Zusammenhang ihrer Teile in gewissen Linien schliessen lassen, kann man ohne grosse Schwierigkeit im Sinne Gegenbaurs auffassen, nur muss ihre besondere Deutung als Stamm und Strahlenreihen eine andere sein. Götte legte die Achse des Archipterygiums durch Femur, Fibula und zweiten Finger.

In Bezug auf die Stellung der Extremität zum Rumpfe hält Götte die sagittale nach hinten gerichtete Extremität von *Ceratodus* für die primitive. Aus der vergleichenden Betrachtung einer in diesem Sinne nach oben umgeschlagenen Brustflosse eines Haies mit einer bereits in primitiver Sagittalstellung befindlichen Urodelen-Extremität folgt hieraus, dass der metapterygiale Rand der Selachierflosse nicht dem (oberen) ulnaren, sondern dem (unteren) radialen Rande des Urodelenarmes homolog ist.

Von den embryologischen Befunden Göttes will ich hier nur kurz folgendes hervorheben: Zuerst entwickelt sich die axiale Anlage des Humerus und dann die zweier kontinuierlicher Fortsetzung derselben, eines radialen und eines ulnaren Astes oder Strahls, welche in Leierform sich einander nähern und darauf in die zwei ersten Finger auslaufen. Es folgt diesem in der Entwicklung die Gliederung der Knorpeläste, durch welche der Karpus eine definitive Gestalt erhält und die Bildung des vierten Fingers, welcher aus dem ulnaren Karpale hervorwächst.

Gleichzeitig mit Götte hatte Strasser die Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen untersucht.

Nach ihm handelt es sich zunächst um ein in der proximalen Hälfte der zapfenförmigen Extremität auftretendes axiales Blastem der ersten Anlage des Humerus. Mit weiterem Wachstum dehnt sich auch dieses Blastem distalwärts aus und gabelt sich am Ende und sondert sich in zwei kompakte Spitzen, die in die beiden Zehenhöcker hineinragen. Das Gewebe unmittelbar proximal der Bifurkationsstelle entspricht der Gegend des Karpus und stellt eine noch einheitliche Masse dar. Auch proximal vom Karpus ist jetzt noch die axiale Masse nur ganz undeutlich zunächst dem Humerus in zwei durch die Richtung der Kernreihen unterschiedene Säulen gesondert.

Es handelt sich also hier nicht um eingetrenntes Vorwachsen der axialen Anlage vom Humerus aus

in zwei Säulen, welche bis in die Zehen gehen und erst sekundär im Karpus seitlich verschmelzen.

Hierin und in der Annahme einer primären einheitlichen Karpalplatte, welche erst durch sekundäre Gliederung ihre Einzелеlemente hervorbringt, liegt der wesentliche Unterschied der Befunde von Götte und Strasser.

Auf das weitere Detail beider Arbeiten kann ich mich nicht einlassen und will nur hervorheben, dass Strasser die ersten Bedenken gegen die herrschende Archipterygiumtheorie aussprach. Er sagt am Schluss seiner Abhandlung: „Die gewonnenen Thatsachen widersprechen nicht direkt der Archipterygiumtheorie; namentlich scheint eine Übereinstimmung zwischen der Entwicklung einer Flosse und einer von Gefässen durchbohrten axialen Gewebsplatte recht wohl möglich zu sein. Dagegen wird man bezüglich der Detaillierung jener Theorie für einstweilen zu einiger Vorsicht gemahnt. Die postulierte radiäre Anordnung zu einer Stammreihe ist in frühen Entwicklungsstadien weniger deutlich, als in späteren.“

Eine kritische Durchsicht der vorhandenen vergleichenden und embryologischen Beobachtungen und der hierauf basierenden Schlüsse gab Balfour in seiner im Jahre 81 erschienenen vergleichenden Embryologie. Er betont, dass die an Amphibien gewonnenen Resultate der Gliedmassenontogenese weder für die Gegenbaur'sche noch Huxley'sche Ansicht der Ableitung des Cheiropterygiums spräche. Balfour hält die Abstammung des Cheiropterygiums aus einem einreihigen Flossentypus für die wahrscheinliche; der Humerus oder Femur wäre dem nach aussen gerichteten Metapterygium zu vergleichen, das Pro- und Mesopterygium und die vorderen Flossenstrahlen sind geschwunden, während Radius und Ulna resp. Tibia und Fibula wahrscheinlich aus der Verschmelzung mehrerer hinterer Flossenstrahlen hervorgegangen sind, welche an ihren distalen Enden

noch zahlreiche Flossenstrahlen stützen, aus denen sich die Reihe der Karpal- und Tarsalknochen bilden.

Es war ein grosser Fortschritt in der richtigen Erkenntnis, dass Balfour die Konstruktion einer Stammreihe verwarf. Ich glaube, wenn Balfour nicht die Ansicht einer Homologie zwischen Humerus und Basale Metapterygii vertreten hätte, so wäre es wohl schon früher zu einer Klärung in dieser Frage gekommen. Doch zunächst finden wir noch bei zahlreichen Autoren den Versuch fortgesetzt, die richtige Stammreihe des Cheiropterygiums zu ergründen. So erklärte Leboucq (84) den Radius mit den radialen Randsegmenten nicht als Seitenstrahl eines biserialen Archipterygiums, sondern als sekundäre Achse, die sich mit der Hauptachse im Centrale wieder vereinigt.

Baur (85), der sich vollkommen der Thacher-, Mivart-, Balfour'schen Hypothese der Extremitätphylogenese anschliesst, denkt sich die Entwicklung des Cheiropterygiums aus dem Ichtyopterygium folgendermassen:

„Der ursprüngliche Zustand der Flosse ist so, dass eine durch sie gelegte Ebene horizontal ist. Allmählich findet eine Drehung statt und zwar so, dass der distale Teil der Flosse nach unten sich dreht, diese Drehung kann  $90^{\circ}$  betragen. Denken wir uns nun, wie ein Fisch zu einem Batrachier werden konnte, so müssen wir wohl sicher annehmen, dass der Vorgang durch Wassermangel bedingt wurde. Die Zwischenformen zwischen Fischen und Batrachiern waren höchst wahrscheinlich, wie ein grosser Teil unserer heutigen Batrachier, Sumpftiere, die allmählich die Fähigkeit erwarben, ans Land zu kommen. Wenn ein Fisch in derartige Verhältnisse versetzt wird, so wird der untere Rand der Flosse den Boden zuerst berühren; die Ruderbewegung wird eine natürliche Folge sein, dass die Drehung der Flosse noch weiter vor sich geht, über  $90^{\circ}$  hinaus bis zu  $180^{\circ}$ . Durch dieselbe Bewegung aber wird der untere Teil der Flosse mehr Arbeit zu leisten haben als der obere, er wird sich also um so



mehr entwickeln, als der obere reduziert wird. Dieser untere Rand entspricht aber dem Metapterygium Gegenbaurs oder Basipterygium Balfours und wird als Achse des Cheiropterygiums repräsentiert durch Humerus, Radius, Radiale, Karpale und ersten Finger.

Die Extremitäten der höheren Vertebraten sind direkt aus der Flossenform durch Reduktion des Pro- und Mesopterygiums und die darauf folgenden dorsalen Strahlen des Metapterygium hervorgegangen.“

Baur nimmt also die Erklärung Balfours in betreff des Basale metapterygii an, hält aber an dem Vorhandensein einer bevorzugten Reihe von Skelettelementen fest.

Wiederheim (86) schliesst sich in der II. Auflage seines Lehrbuches der vergleichenden Anatomie den Götteschen, Seite 441 zitierten Ansicht der Lage des cheiropterygialen Hauptstrahles an.

Mit einer neuen Theorie suchte Emery (87) das Rätsel der Entstehung des Cheiropterygiums zu lösen. Nach seiner Ansicht ist der Übergang der ichthyopterygialen Extremität zur cheiropterygialen in der crossopterygialen Flosse von *Polyp-terus* zu suchen, bei welcher das Mesopterygium der Haie schon von der Artikulation mit dem Schultergürtel ausgeschlossen ist. Weiterhin wurde dann noch eines der beiden Elemente des Basipterygiums vom Gelenke ausgeschlossen und endlich durch Verschieben des Propterygiums dem Metapterygium entlang (oder umgekehrt) und durch Abgliederung des mit dem Schultergürtel in Berührung gebliebenen Teiles entstand ein Humerus.

Das Propterygium bildete proximal den Radius, distal das Radiale carpi; gleicherweise entstanden aus dem Metapterygium Ulna und Ulnare carpi und aus dem Mesopterygium das Intermedium und die Centralia. Die distalen folgenden Skelettabschnitte sind Produkte der Flossenstrahlen. — Emery erkennt an dem Cheiropterygium weder eine Achse noch einen Haupt-

strahl und folglich auch keinen Unterschied von präaxialen und postaxialen Strahlen.

Diese Anschauung fand zunächst nicht viele Anhänger, wenn auch der letzt ausgesprochene Gedanke ein entschieden fortschrittlicher zu nennen ist.

Nach Baur (88) entstehen die Endglieder der Batrachierextremität durch eine wirkliche Sprossung. Die beiden ersten Finger entstehen zuerst, dann der dritte, vierte, fünfte successive. Das Cheiropterygium hat sich wahrscheinlich aus einer wenigstrahligen, wenig gegliederten Flossenform entwickelt. Mit Sicherheit könne man von dieser Form bloss annehmen, dass dieselbe in der ersten Serie einen Strahl (Humerus femur) in der zweiten zwei Strahlen (Radius Ulna — Tibia fibula) besitzt. Diese Elemente sind bei den „ursprünglichen“ Formen länger als die übrigen. Wahrscheinlich endeten die beiden Strahlen der zweiten Serie bei den Ahnen der Stapedifera in nur zwei Strahlen. Der dritte, vierte, fünfte, u. s. w. Strahl der Urodelen entstand durch Neubildung.

Sämtliche bisher zitierten Arbeiten basiren ausschliesslich auf vergleichend anatomischen oder embryologischen Untersuchungen des Skelettsystems; das Nerven- und Muskelsystem fand nicht dieselbe Berücksichtigung. Als aber Dohrn im Jahre 1884 die Lehre von der segmentalen Anlage der Extremität durch seine Entdeckung der metameren Anlage ihrer Muskulatur über jeden Zweifel erhob, begann auch für die höheren Wirbeltiere diese Lücke sich allmählich auszufüllen.

Die Arbeiten aber alle anzuführen, die hierzu beitrugen, ist bei der Zahl derselben eine Unmöglichkeit. Ich beschränke mich auf die bekanntesten.

Froiep (88), der sich von der Richtigkeit der Dohrnschen Angaben an Selachierembryonen überzeugt hatte, suchte vergeblich nach Spuren metamerer Muskelknospen bei Säugetieren.

bryonen. Als einziges Merkmal für die metamere Gliederung der Extremitätenanlage ergab sich das Verhältnis der Nerven.

Auch Paterson (88), der das Verhalten der Urwirbel beim Hühnchen studierte, fand die Extremitätenmuskulatur aus dem mesoblastischen Zellmaterial der Extremitätenknospe in situ sich differenzieren, während die Myotome (Muscle-plates) in der Extremitätenregion ventral nicht über die Basis derselben herabreichen und sich in keiner Weise an der Muskelbildung für dieselbe beteiligen.

In Bezug auf die Bildung der Extremitätennerven und des Plexus, macht Paterson sehr genaue Angaben. Danach ziehen die Nerven zunächst ungeteilt im Bogen um das ventrale Somitenende nach aussen in die Extremitätenknospe. Dieselben spalten sich jedoch bald in einen dorsalen und ventralen Ast und verschmelzen zur selben Zeit untereinander mit den median der Bifurkationsstelle gelegenen Abschnitten zu dem primären Plexus.

Aber auch die einzelnen dorsalen und ventralen Äste verschmelzen rasch zu einem einzigen breiten dorsalen und ventralen Nervenband, welches die erste Anlage des Skeletts als dichtere Zellmasse gabelig umfasst.

Diese Bildung ist bereits vollendet, bevor in der Extremitätenknospe noch eine Spur von Muskelbildung nachweisbar ist.

Dieselbe tritt später in Form eines dorsalen und ventralen Blattes in Erscheinung. Es handelt sich hier nach Paterson um eine abgekürzte Entwicklung, indem alle Vorstufen, welche bei Selachiern bis zu diesem Stadium sich finden, bei Vögeln und Säugetieren übersprungen werden.

Aber trotzdem Paterson eine Bildung der Extremitätenmuskulatur von seiten der Myotome leugnet, nimmt er doch einen metameren Bau derselben an, ja noch mehr, er sagt sogar in seinen „Conclusions“, dass die Beziehung der beiden ersten ein-

fachen Muskelschichten zu den Nerven der Extremität, Licht auf die Entwicklung des Plexus werfe. Indem jeder in die Extremität eintretende Nerv sich gabelt, versorgt er mit einem dorsalen und ventralen Ast eine bestimmte transversale Region der Extremitätenknospe. Wenn sich nun das mesoblastische Zellmaterial im Inneren derselben soweit verdichtet hat, dass die beiden Muskelschichten daraus entstehen, so fließen die einzelnen Abschnitte, welche den gleichen Segmenten gegenüberliegen und von ihnen ursprünglich (originally) abstammen wie die Nerven, zusammen und bilden so zunächst ein einfaches dorsales und ventrales Blatt.

Die Nerven vereinigen sich deshalb gleichfalls zu einem dorsalen und ventralen Band, welches in dieser einfachen Muskelschicht endet. Die Nerven und die Muskulatur zeigen also genau das gleiche Verhalten.

Paterson, überzeugt von den embryologischen Beobachtungen an Selachiern von Balfour und Dohrn, übertrug so die Lehre von dem segmentalen Bau der paarigen Extremitäten zum ersten Mal mit klaren Worten auf die Gliedmassen der höheren Wirbeltiere und dieses grosse Verdienst wird wohl kaum geschmälert durch die in meist abfälliger Weise citierte Angabe, dass die Myotome sich nicht mehr nachweisbar (wie bei den Selachiern) an der Bildung der Extremitätenmuskulatur beteiligen.

Noch entschiedener spricht sich der gleiche Autor in einer zweiten Arbeit (91) aus. Hier heisst es in dem Kapitel mit der Überschrift: „On the Origin of the Mammalian Limb“, nach einem sehr missverstandenen Passus über die übereinstimmende Lehre von Gegenbaur und Dohrn, dass nach der neuesten Ansicht die primitivste Form der Wirbeltierextremität aus einer Reihe getrennter Knospen bestehe, welche von dem ventrolateralen Umfang der Rumpfsegmente vorspringen. Diese Knospen fließen dann zusammen und lassen so die Seitenfalte (wie bei Amphibien) oder die Wolffsche Leiste der höheren



Wirbeltiere hervorgehen. Die Seitenfalten selbst verschwinden aber auch wieder bis auf das vordere und hintere Ende, wo also eine gewisse Zahl von verschmolzenen Knospen erhalten bleibt und die vordere und hintere Extremität bildet. Deren Zahl bei Säugetieren wohl ungefähr fünf betragen wird.

Jedes der primitiven Körpersegmente (somites) ist mit einem Nerv versehen, von denen sich jeder in einen dorsalen und ventralen Ast spaltet zur Versorgung des betreffenden ihnen zukommenden Teiles der Extremitätenanlage, und welche gleichfalls später zu dem Extremitätenplexus sich vereinigen. — Über die metamere Anlage der Muskulatur drückt sich Paterson nicht klar aus, er vermeidet offenbar absichtlich eine bestimmte Angabe, giebt aber in einer schematischen Abbildung dieser Annahme doch sicheren Ausdruck.

Besser glückte es van Bemmelen (89), welchem es gelang, die erste metamere Bildung der Extremitätenmuskulatur bei *Lacerta* nachzuweisen. Hier verschmälern sich das sechste und die nachfolgenden sieben Myotome ventralwärts zu Zellsträngen, von denen die vorderen zwei schief aboralwärts, die übrigen gerade ventralwärts ziehen, aber alle mit ihrem blinden, abgerundeten Ende in einer unsegmentierten dichteren Zellmasse enden. Diese nimmt das Innere einer Hervorwölbung der seitlichen Leibeswand ein, welche die Anlage der vorderen Extremität bildet. Diese Zellstränge des sechsten bis dreizehnten Myotoms sind wohl zu unterscheiden von den ventralen Verlängerungen aller weiteren und auch dieser Myotome zur Bildung der ventralen Rumpfmuskulatur.

Dass aus diesen Extremitätenknospen der Myotome die Muskulatur der Gliedmassen entsteht, hält der Autor für unzweifelhaft; doch gelang es nicht über die Art und Weise, wie dies geschieht, sowie über die Frage, ob alle oder nur die hintersten Knospen sich zu Muskeln umbilden, Aufschluss zu erhalten, weil sehr bald nach ihrer Bildung die Knospen nicht mehr von



den umliegenden Zellen zu unterscheiden sind. Sicher ist jedoch, dass jedes Myotom bei Eidechsen nur einen Ausläufer bildet, nicht zwei wie bei Selachiern.

Die Anlage der Muskulatur für die hintere Extremität, stammt von dem 27. oder 28. bis 31. oder 32. Myotom.

Von den diese Muskelknospen versorgenden Nerven schreibt van Bemmelen: „Neben jeder der acht Myotomknospen verläuft von dem zugehörigen Spinalnerven ein Nervenstrang in die Extremitätenanlage hinein. Diese Nerven hängen durch eine Kommissur zusammen, welche in derselben transversalen Ebene liegt als der Grenzstrang des Sympathikus, aber weiter lateralwärts als dieser. Von diesen acht Nerven sind die drei vorderen dünner als die anderen; untersucht man etwas ältere Entwicklungsstadien, so findet man nur die fünf hinteren Nerven in die Extremitätenanlage eingewachsen, während die drei vorderen sich in die seitliche Halsgegend verbreitet haben.

Sekundär bildet sich eine Verbindung zwischen der Gliedmassenmuskelanlage und dem Muskelstrang in der Schulterzungenleiste aus.

Diese ausserordentlich wichtigen Befunde van Bemmels fanden bald von vielen Seiten ihre Bestätigung und dieselben müssen vor allem bei einem Versuche das Cheiropterygium auf das Ichthyopterygium zurückzuführen berücksichtigt werden.

Kaestner (90) studierte die Bildung animaler Muskelfasern aus dem Urwirbel und fand bei dieser Untersuchung, dass die Rückentafeln an der Entstehung der Extremitätenmuskulatur sich beteiligen. Kaestner bezeichnet mit dem Namen Muskelknospen das dorsale und ventrale epitheliale Ende der Hautmuskelpplatten. Er sagt: „Wo die ventrale Muskelknospe auf die Extremitätenanlage stösst, drängt sie sich in das Gewebe der Extremität ein und ist bald von ihrer Umgebung nicht mehr zu unterscheiden.“

Kaestner stimmt hierin mit früheren Beobachtern, wie Remak und Kölliker überein, welche gleichfalls ein Eindringen der Hautmuskelpplatten (Rückentafeln) in die Extremitätenknospe sahen.

Einen anderen Bildungsmodus fand Kollmann (91) bei menschlichen Embryonen. Die äussere Lamelle der betreffenden Myotome (die Zahl wird nicht angegeben) wuchert hier knospenartig in die Extremitätenleiste hinein und bildet längs dem Ektoderm sich fortschiebend, eine dorsale und ventrale Schichte, welche aber kontinuierlich an der Aussenkante in einander übergehen und das axiale Blastem umhüllen. Die Trennung dieser gemeinsamen ersten Anlage von Streck- und Beugemuskulatur erfolgt erst später durch die Differenzierung des axialen Blastems zu der Skelettanlage. Kollmann fand auch bei dem Maulwurf das Einwachsen der Myotome in die Extremitätenleiste.

Bei Gelegenheit einer weiteren Untersuchung der allgemeinen Entwicklung der Rumpfmuskulatur bei Wirbeltieren beobachtete Kaestner (92) gleichfalls die Bildung der Extremitätenmuskulatur der Amnioten aus den Urwirbeln genau in der von Kollmann beschriebenen Weise.

Für Amphibien fehlen genauere Angaben. Rabl machte auf dem V. Anatomenkongress in München die Mitteilung, dass der erste Extremitätenstummel sich über genau einen Somiten erstreckt, der dementsprechend allein das Material der Extremitätenmuskulatur liefern würde. Muskelknospen konnte Rabl nicht auffinden.

Dieselbe Angabe über die Ausdehnung der ersten Extremitätenanlage hatte Wiedersheim (90) für *Proteus anguineus* gemacht.

Da Wiedersheim in seinem letzterschienenen grossen Werk (92) seine früheren Arbeiten mit berücksichtigt, so brauche ich bloss auf dieses näher einzugehen. Verfasser bestätigt zunächst die Befunde Strassers und Goettes für Urodelen

sowie die Jordans in Betreff der Anuren. Hierauf berichtet Verfasser über seine eigenen weiteren Beobachtungen.

Als erste Spur einer Extremitätenanlage fand Wiedersheim bei manchen Embryonen von Triton und Salamandra, wie bei Selachiern eine längs der Rumpfseite hinziehende Epidermisleiste, als sehr schmale lineare Zone von verdicktem, mehrschichtigem Hautepithel, welche aber niemals bis zur gegenseitigen Berührung reichte.

Während der Persistenz dieser Leiste erfolgt die Bildung der eigentlichen Extremitätenknospe durch die Ansammlung mesoblastischer Zellen zwischen dem Cölomepithel und der hier verdickten Epidermis, welche die letztere hügelig nach aussen vorbuchtet. Diese Vorbauchung erstreckt sich anfangs nur über zwei Segmente, nämlich bei der vorderen Extremität über das 4. und 5. (*Triton helveticus*), bei der hinteren Extremität über das 13.—16., und darin liegt ein wichtiger Unterschied zur hinteren Extremität der Fische, speziell der Selachier und Ganoiden, bei welchen bekanntlich eine ungleich grössere Zahl von Körpersegmenten zum Aufbau der Gliedmassen herbeigezogen wird. Wie man sieht, handelt es sich um einen mit der phyletischen Rückbildung von Radiesen Hand in Hand gehenden Reduktionsprozess.

Die vordere Extremität ist bei den geschwänzten Amphibien der hinteren in der Entwicklung stets voraus. Bei den Anuren erfolgt hingegen nach Jordan (88) die Anlage gleichzeitig.

Über die Entstehung der Extremitätenmuskulatur macht Wiedersheim keine Angaben. Die einzige hierauf bezügliche Stelle ist folgende: „Die Differenzierung der Extremitätenmuskulatur geht von der dorsalen nach der ventralen Seite, das heisst im engen Anschluss an die herabrückenden Rumpfyomeren vor sich.“

Für Reptilien bestätigt Wiedersheim kurz die Angaben von Bemmels.

Das Verhalten der Nerven in den früheren Stadien der Extremitätenbildung findet gleichfalls keine nähere Beschreibung. Nur bei der Darstellung der Bildung der vorderen Extremität der Anuren findet sich die Angabe: „Schon in dem Stadium, wo sich die Extremität knospenartig in die Kiemenhöhle vorzuwölben beginnt, sieht man den gewaltigen zweiten Spinalnerven in das noch ganz indifferente Blastem einstrahlen.“

Eine genaue Beschreibung findet die Entwicklung des Skelettes, welche sich Wiedersheim zur Hauptaufgabe gestellt hatte. Die erste prochondrale Anlage des Humerus und Femur erfolgt bei allen untersuchten Amphibien und auch Reptilien im Zusammenhang mit der betreffenden Gürtelzone. Im Gegensatz zu den Fischen, setzt aber die Verknorpelung in der freien Extremität und dem Gürtel getrennt ein und erst sekundär kommt es bei Amphibien wieder zum Zusammenfluss beider und zur Bildung einer einheitlichen Anlage, wie in dem Prochondalstadium. Weiterhin erfolgt durch die dauernde Abgliederung die Bildung des Schulter- und Hüftgelenkes, durch Reduktion an den betreffenden Stellen. Von dem Schultergürtel geht wie bei den Fischen in der Verknorpelung die Pars scapularis, von dem Beckengürtel hingegen die Pars ischiopubica, also die ventrale Zone den übrigen Teilen voraus.

Die Nervenlöcher in dem Extremitätengürtel finden ihre Entstehung auf die gleiche Weise wie bei den Fischen, indem die betreffenden Nerven von der ganz einheitlich sich anlegenden, und später proximal vorwachsenden Verknorpelungszone erreicht und umwachsen werden.

Die erste Anlage des Vorderarmskelettes ist sowohl bei Amphibien wie bei Reptilien ein grobzelliges einheitliches Blastem.

Auf die spezielle Genese des Schulter- und Beckengürtels und ihrer einzelnen Abschnitte, welche Wiedersheim in ausführlichster Weise zur Anschauung bringt, kann ich nicht ein-

gehen. Ich habe bloss jene Angaben aus der Entwicklung herausgegriffen, welche bei dem Versuche einer Ableitung des Cheiropterygiums von dem Ichthyopterygium mit in Rechnung gezogen werden müssen.

In Betreff der Frage, wo sich die terrestrischen Wirbeltiere abgezweigt haben, kann es sich nach der Ansicht Wiedersheims um keinen besonders radienreichen Flossentypus handeln. Gegen einen solchen sprechen die mechanischen, die entwicklungsgeschichtlichen, sowie die Organisationsverhältnisse der Urodelengliedmassen überhaupt. Verfasser hält die Flossenform, aus welcher sich die Polypterusextremität heraus entwickelt hat, für diejenige, von welcher sich eine Anknüpfung an terrestrische Form einerseits, sowie an die recenten Dipnoer anderseits am ungezwungensten denken lässt.

Das Basale der freien Flosse, in welchem vielleicht einige propterygiale Elemente stecken, entspricht dem Femur resp. Humerus. Zwei sich peripher anschliessende, getrennt bleibende Knorpelstrahlen werden zu den Bauelementen des Unterschenkel resp. Vorderarmskelettes. Diese Strahlen sind einander koordiniert zu denken, worauf die gleichmässige Entwicklung bei Urodelen schliessen lässt.

Distalwärts vom Basale kann man also bei terrestrischen Wirbeltieren von keinem Hauptstrahl mehr sprechen und es wäre besser dafür die Bezeichnung Basale zu gebrauchen. Wie man sieht übernimmt Wiedersheim in dieser Hinsicht den Balfourschen Gedanken, überträgt ihn jedoch auf einen besonderen Fall und nähert sich in vieler Beziehung der Theorie Emerys. — In Bezug der Entstehung des Fuss skelettes spricht Wiedersheim den Gedanken eines Sprossungsprozesses als Ursache der dorsalen Zone des Knorpelskelettes aus; während er es nicht für unmöglich hält, dass die mittlere Carpal- resp. Tarsalsäule als distaler Rest eines Strahles zu denken sei, der



einst vom Os intermedium an proximalwärts zwischen Tibia und Fibula resp. zwischen Radius und Ulna lag, und an dessen Stelle später das Ligamentum interosseum getreten ist.

Auch Pollard (92) sprach sich in dem gleichen Jahre für die Ableitung der Extremität der Amphibien von einer crossopterygialen Flosse aus und knüpfte zunächst an die Brustflosse von *Polypterus* an. Er beseitigte den schwierigsten Punkt aus der Hypothese Emerys, nämlich das Homologon des Humerus in der Flosse zu finden, durch die Annahme, dass derselbe aus dem Schultergürtel hervorgegangen, also ein abgetrenntes Stück desselben sei.

Diese Modifikation wurde von Emery (94) angenommen und als Beweis ihrer Richtigkeit, die erste gemeinsame Anlage des Humerus und Schultergürtels betrachtet. Danach ist das Schultergelenk der Fische dem Ellbogen resp. Kniegelenk der Stapedifera homolog zu setzen.

Sehen wir endlich noch in den modernen Lehrbüchern der Embryologie nach, welche Stellung die Autoren in dieser Frage nehmen, so finden wir, dass O. Hertwig (93) in seinem Lehrbuch der Embryologie des Menschen, IV. Auflage, jede theoretische Betrachtung der Gliedmassenphylogenese vermeidet und nur die erkannten Thatsachen mitteilt. Diese lassen darauf schliessen, dass die Extremitäten einer grösseren Anzahl von Rumpfsegmenten zugehören, was sich sowohl aus der Art der Nervenverteilung, als auch aus der Abstammung ihrer Muskulatur erschliessen lässt. Ein längeres Kapitel widmet diesem Gegenstand Sedgwick Minot (93) in seiner „Human Embryologie“. Darin heisst es: „Der Typus, welchen *Ceratodus* zeigt, wird als Archipterygium bezeichnet und wurde von Gegenbaur für die Urform der Wirbeltierextremität erklärt. Auf Grund unserer Kenntnisse von der Entwicklung und der Morphologie der Flossen können wir jedoch, wenigstens gegenwärtig, diese Auffassung nicht anerkennen. — Das Archipterygium kann man

als eine Extremität definieren, von deren Skelettachse an beiden Seiten Strahlen entspringen; Flossen von dieser Form sind bei den niederen Fischen nicht bekannt, sondern nur bei den höheren, den Dipnoern; diese Thatsache bildet ein weiteres ernstes Hindernis für die Anerkennung des Archipterygiums als Urform, legt aber die wohlbegründete Vermutung nahe, dass das Archipterygium die Ausgangsform für die pentadaktylen Extremitäten (das Cheiropterygium) der Amphibien und Säugetiere darstellt.

An einer anderen Stelle hebt er hervor, dass die grosse Meinungsverschiedenheit der Autoren bei der Konstruktion einer Achse der Extremität Zweifel darüber aufkommen liessen, ob eine eigentliche Achse überhaupt vorhanden ist. Eine Frage, die Wiedersheim ja schon entschieden verneinend beantwortet hatte.

In Bezug auf das Verhalten der Extremität zu den Ursegmenten erwähnt er das Eindringen von Knospen und dazugehöriger Nerven in die erste Anlage, über deren Zahl aber keine Angaben vorliegen. Wahrscheinlich beträgt dieselbe bei Amnioten jedoch fünf.

Auch bei Minot vermissen wir also eine Theorie über die Herkunft des Cheiropterygiums und wir sehen hieraus, wie vorsichtig man in neuester Zeit diesem Gegenstand gegenüber geworden ist; und mit Recht, denn aus der kleinen Zahl von vorliegenden Beobachtungen lässt sich noch kein positiver Schluss ziehen. Alle Autoren besprechen die Notwendigkeit neuer Untersuchungen auf diesem Gebiet; so schreibt R a b l (92) in der ersten Fortsetzung seiner Theorie des Mesoderms: „es erhebt sich die Frage, ob nicht aus der Stammform der paarigen Extremität, als welche wir uns eine Flosse vorstellen dürfen, die aus einer grösseren Zahl gleichwertiger Radian bestand, deren jede auf einem selbständigen Flossenträger sass, eine Flosse vom Bau des biserialen Archipterygiums und aus dieser die mannigfachen Extremitätenformen der höheren Wirbeltiere sich entwickelten.

Eine endgültige Antwort auf diese Frage wird sich erst geben lassen, wenn die Entwicklung der paarigen Extremitäten der höheren Wirbeltiere besser bekannt sein wird, als dies gegenwärtig der Fall ist.“ —

Anschliessend an meine früheren Untersuchungen über die Entwicklung der paarigen Flossen begann ich daher vor drei Jahren die Extremitätenentwicklung bei Amphibien zu studieren, jedoch ohne jedes nennenswerte Resultat. Erst als ich durch die Freundlichkeit Herrn Professor Hochstetters in den Stand gesetzt war, mehrere *Lacerta*-Embryonen aus jüngeren Stadien zu untersuchen, erkannte ich die grossen Vorzüge dieses Objektes, und ging daran, ein ausreichendes Material zu sammeln. Dasselbe bestand aus Embryonen von *Lacerta muralis*. Ich bezog die Tiere von Mulzer in Bozen im Mai 1893 und 94. Ein Teil der trächtigen Weibchen <sup>1)</sup> wurde sofort getötet und die in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien befindlichen Eier konserviert. Hierzu verwendete ich die verschiedensten Reagentien.

Die übrigen Tiere setzte ich in ein grosses Terrarium mit hohen Glaswänden, das ich ihnen durch eine Schichte feuchter Erde und darauf gelegter Grasballen, sowie durch grössere Steine wohnlich hergerichtet hatte. Es ist ein genaues Eingehen auf die Gewohnheiten der Tiere sehr nötig, um eine grössere Sterblichkeit in unserem kalten Klima hintanzuhalten. Als Futter nahm ich Mehl- und Regenwürmer. Nicht übersehen darf man es, ihnen stets reichlich frisches Wasser in einer flachen Schale zu geben. Die abgelegten Eier wurden täglich aus der Erde gegraben und nach der Angabe Hochstetters in Brutkisten gebracht, welche ich aber mit gewöhnlicher Gartenerde füllte. Da es hier gerade um diese Zeit meist noch sehr kalt ist, konnte

---

<sup>1)</sup> Dieselben erkennt man leicht an der gleichförmigeren weisslichen Farbe der Bauchwand. Noch sicherer aber ist eine Unterscheidung der beiden Geschlechter möglich durch den Versuch, den doppelten Penis durch leichten Druck mit dem Finger hinter der Kloake auszustülpen.

ich der Sonne das Brutgeschäft nicht überlassen und stellte daher die Kästen (es waren einfach flache Cigarrenkisten) auf meinen Parafinofen, dessen Regulator auf  $55^{\circ}$  eingestellt war. Zwischen die Kästchen und die Decke des Ofens legte ich zwei dünne Holzspähne, um ein zu starkes Erwärmen des Bodens zu vermeiden. Die Eier sind äusserst widerstandsfähig und entwickelten sich bei dieser rohen Behandlung ganz ausgezeichnet. Ich fand bei über hundert Eiern bloss sechs oder sieben abgestorbene Embryonen. Unumgänglich nötig ist, wie Hochstetter hervorhebt, die Erde der Brutkästchen mindestens einmal am Tage gehörig mit Brunnenwasser zu begiessen. In Zwischenräumen von acht Tagen, von dem Tage der Ablege an gerechnet, wurden dann stets eine grössere Zahl von Embryonen konservirt, welche freilich jedes Mal sehr verschiedene Stadien lieferten, denn es ist durchaus kein Verlass auf ein bestimmtes Verhältniss zwischen Ablage der Eier und der Grösse der Embryonen. Es schwankt dies in so weiten Grenzen, dass nicht daran zu denken ist, sich ein bestimmtes Stadium heran zu brüten. Aber bei einer grösseren Zahl von Eiern bekommt man doch eine jeden Ansprüchen genügende fortlaufende Reihe von Entwicklungsstadien.

Die Zahl der untersuchten Embryonen betrug über hundert. Die Färbung geschah mit Boraxkarmin, Hämatoxylin und Hämalaun (Paul Mayer). Die Bestimmung des Alters der Embryonen gelingt verhältnismässig leicht, weil man durch Aufhellen der gefärbten Embryonen in Benzol die Zahl der vorhandenen Urwirbel unter dem Mikroskop bei durchfallendem Licht zu bestimmen vermag. Bei Embryonen mit über fünfzig Urwirbel verhindert allerdings die starke Schwanzkrümmung manchmal einen Erfolg. Doch kann man diesem Übelstand leicht abhelfen, wenn man unter der Lupe mit einem scharfen Skalpell den Embryo an der Schwanzwurzel quer durchtrennt, und nun beide Abschnitte unter dem Mikroskop auf die Zahl ihrer Urwirbel



untersucht. Ich kontrollierte ausserdem bei den jüngeren Stadien stets das so gefundene Resultat mit der Zahl, die sich aus der Durchverfolgung der Schnittserie ergab. —

In Bezug der Bezeichnung der Urwirbel sei hier gleich bemerkt, dass ich immer mit dem ersten nach dem Gehörbläschen zu zählen begann, und dass die Grenze zwischen Hals und Kopf zwischen dem vierten und fünften Gesamturwirbel zu liegen kommt, wie van Bemmelen nachwies. Danach ist also der erste Rumpfurwirbel als sechster in der Reihe zu bezeichnen u. s. w. Ich lasse nun die Beschreibung der untersuchten Stadien folgen.

### Embryo mit 12 Urwirbel.

Die Gehirnanlage ist an ihrem vorderen Ende auf eine kurze Strecke offen. Der Canalis neurentericus ist noch vorhanden. Die primitiven Augenblasen beginnen sich von dem Vorderhirn auszustülpen. Die erste Anlage des Gehörorganes ist als verdickte ektodermale Platte zu sehen. Die erste Kiementasche erreicht eben das Ektoderm. Die Mundbucht ist noch nicht durchgebrochen. Der Kopfdarm ist bis zu dem zweiten Urwirbel nach der Gehörplatte zum Rohr geschlossen. Von den Aortenbögen ist nur der vorderste vorhanden. Die Aorten selbst reichen bis zu dem letzten der vorhandenen Urwirbel und hier ist ihre Entstehung aus den Zellen des intermediären Bindegewebes kaum zweifelhaft. Die Urniere besteht aus fünf Segmentalbläschen und der Gang nimmt mit dem ersten derselben seinen Anfang.

Von den vorhandenen 12 Somiten haben die kaudalen die bekannte Würfelform des Anniotenurwirbels und auf einem Querschnitt durch die Mitte eines solchen, Fig. 1 ( $s_{11}$ ), können wir die vier Wände als dorsale, laterale, ventrale und mediale bezeichnen, wenn wir jene als ventrale auffassen, die nach Ab-



trennung des Urwirbels gegen die unsegmentierte Leibeshöhle sieht. Ich glaube, dass diese Bezeichnung den Thatsachen besser entspricht als die Kaestners (92), der die eben als ventral angenommene Seite des Urwirbels — laterale — und dementsprechend die von mir als lateral bezeichnete — dorsale — nennt. Da aber Kaestner nach erfolgter Ablösung des Sklerotoms, die äussere Urwirbelwand gleichfalls laterale nennt, obwohl sie aus der früher mit dorsal bezeichneten Wand hervorgegangen ist, so ist es besser, dass ich meine hiervon abweichende Anschauung gleich hier zum Ausdruck bringe. — Die Urwirbel zeigen alle eine deutliche Höhle an Stelle des früheren Kerns, der schon kurz vor der Abtrennung des Urwirbels von den Seitenplatten zu verschwinden beginnt. Die Urwirbelwand besteht aus hohen, radiär angeordneten Cylinderzellen, deren Kerne randständig gegen die Aussenfläche liegen und die in der dorsalen und ventralen Wand deutlich einschichtig, in den beiden anderen aber mehrzeilig angeordnet sind.

Diese Beschreibung gilt wie erwähnt für die kaudalen Urwirbel, die vordersten zeigen insofern einen Entwicklungsfortschritt, als hier die mediale Wand derselben gegen Chorda und Aorta zu dicker geworden ist — während der ganze Urwirbel eine Grössenzunahme in dorsoventraler Richtung erkennen lässt. Die Urwirbelhöhle wird hierdurch spaltförmig, obwohl der Urwirbel selbst seine kubische Form zunächst noch beibehält, wie das die erste und zweite Figur der Textabbildung 2 (Seite 469) veranschaulichen mag. Erwähnen muss ich noch, dass ich an den ersten Rumpfsomiten eine auffallende Unebenheit der äusseren Wand bemerkte, welche auf den herausragenden Plasmafortsätzen der Zellen beruhte. Einen Austritt von Zellen konnte ich jedoch nie wahrnehmen. —

Die Seitenplatten zeigen im Bereiche der abgetrennten Rumpf-urwirbel folgendes Verhalten. Die spaltförmige Leibeshöhle, Fig. 2 (ph), wird von der Somatopleura (p. p.) und

Splanchnopleura (v. p.) derart umschlossen, dass dieselben mit einem schmalen horizontalen Stück (h. p.) dorsal in einander übergehen. Die, im übrigen aus flachen Zellen gebildete Cölomwand, ist in ihrem dorsalen Abschnitt in energischer Proliferation begriffen und dadurch verdickt. Es gilt das von dem horizontalen Dach der Leibeshöhle und von den ventral sich anschliessenden Abschnitten der Somato- und Splanchnopleura. Am stärksten ist die Zellproduktion an der inneren und äusseren Umschlagskante. Das an diesen beiden Stellen frei werdende — intermediäre Bindegewebe (Maurer 92) — drängt sich einerseits zwischen Urniere (un) und Ektoderm (ec) dorsal vor, andererseits wendet es sich gegen den Raum zwischen Entoderm (ent), Aorta (ao) und Urwirbel ( $s_7$ ). Doch finden sich in diesem frühen Stadium hier nur spärliche freie Spindelzellen mit langen Plasmafortsätzen, welche ich mehrmals zwischen Entoderm und Aorta ausgespannt sah. Ventralwärts nimmt die Wucherungszone an Dicke ab und geht dann in die gleichmässige Lage kubischer, weiterhin flacher Zellen der Cölomwand über. Doch finden sich auch hier fast auf jedem Schnitt freie Zellen, die von dem dorsalen Abschnitt der Somatopleura gegen das Ektoderm und von dem gleichen Abschnitt des Splanchnopleura gegen das Entoderm zu ausgetreten sind und welche die erste Bildung des ventrolateralen und ventro-medialen Bindegewebes (Maurer) vorstellen. — Verfolgen wir die Serie kaudalwärts, so finden wir das ventrale Bindegewebe auch im Bereiche der noch nicht abgetrennten Urwirbel in Bildung begriffen. Der exkretorische Abschnitt des Urwirbels, das Nephrotom beteiligt sich aber, so viel ich sah, nicht daran.

Das Ektoderm (ec) besteht im vorderen Teil des Embryo bis zu dem 9. Urwirbel aus einer einfachen Schicht meist flacher, hie und da kubischer Zellen. Weiter kaudal nehmen seine Elemente namentlich an der seitlichen Rumpfwand an Dicke zu und es findet sich dann an vielen Stellen noch eine oberfläch-

liche Lage flacher Zellen den kubischen der basalen Schicht aufgelagert. Noch weiter nach hinten verdickt sich dann das Ektoderm zu einer mehrschichtigen Zellwand, welche nur über dem Medullarrohr ihre Zusammensetzung aus flachen Elementen bewahrt.

### Embryo mit 17 Urwirbel.

Die verdickte Zellplatte des späteren Gehörbläschens beginnt sich eben einzubuchten. Die primären Augenblasen sind gebildet. Der *Canalis neurentericus* ist offen. Die Mundbucht ist noch nicht durchgebrochen. Die erste Kiemenfurche grenzt an das Ektoderm; die zweite ist deutlich ausgebuchtet. Die Urniere beginnt mit dem 6. Urwirbel und besteht aus 10 segmentalen Bläschen. Die primitiven Aorten sind bis zu dem 13. Urwirbel vereinigt.

Bei diesem Embryo ist der beschriebene Vorgang an der Cölomwand eine Strecke weiter kaudalwärts zu sehen, während im Bereich der vordersten Urnierenbläschen ein Fortschritt in der Entwicklung sich bemerkbar macht. Es hat hier die ventral von der Umschlagskante gelegene Strecke der Somatopleura einen gegen das Ektoderm gerichteten niedrigen Wulst, Fig. 3, (mw) erzeugt, der aus locker gefügten, mit langen Plasmafortsätzen versehenen Zellen besteht und sich dem verdickten Abschnitt der Cölomwand an der äusseren Umschlagskante unmittelbar anschliesst. Ventral reicht der Wulst bis zu der eben sichtbaren Vena umbilicalis (Vu) und nach vorne geht er in die diffusere Verdickung der äusseren Wand der Parietalhöhle über. Die Zellen des intermediären Bindegewebes haben sich von beiden Seiten um die Urniere herumgewendet, und so viel ich sah, dorsal vereinigt; wenigstens sieht man auf den Schnitten zwischen zwei Somiten zahlreiche Spindelzellen zwischen dem Urwirbelanschnitt und der Urniere liegen. Im Bereiche des 2. bis 4. Urnierenbläschens sah ich die Ausläufer dieser Zellen häufig an

die hier eben entstehende Kardinalvene herantreten. — Das Dach der Leibeshöhle hat sich beträchtlich verbreitert und wird durch die Urniere (nn) gegen das Cölom vorgebuchtet. Es beginnt diese Einstülpung folglich mit dem 6. Urwirbel. Die früher kubischen Zellen dieses Abschnittes der Cölomwand sind jetzt flacher und in Ruhe. — An den vorderen Rumpfsomiten hat die mediale Wand derselben weiter an Dicke zugenommen und erfüllt nun völlig den Raum zwischen Medullarrohr, Chorda, Aorta und Urniere. Die Zellen derselben sind wesentlich lockerer gefügt als die der übrigen Urwirbelwand, und da sie an der Peripherie keine epitheliale Anordnung mehr zeigen, fehlt hier auch die scharfe Umgrenzungslinie. Trotzdem dürfen wir von einer Auflösung noch nicht sprechen, denn die Zellen stehen alle noch in festem Kontakt untereinander und erhalten so die Form des Urwirbels. Die laterale Wand zeigt jetzt eine völlig scharfe äussere Kontur und geht in die auch hier deutlich einschichtige dorsale und ventrale Wand über, welche beide sich kaum vergrössert haben; von denen aber die erstere durch das dorsale Vordringen des Urwirbels gegen die laterale Wand eingebogen wurde und nunmehr die mediale Begrenzung des obersten Abschnittes der Urwirbelhöhle bildet. Das Ektoderm (ec) zeigt das schon beschriebene Verhalten. Eine Verdickung über dem Wulst der Somatopleura in Gestalt einer Leiste ist noch nicht vorhanden. Es finden sich allerdings auf manchen Schnitten an dieser Stelle höhere ektodermale Elemente und manchmal auch 2 Schichten; aber es handelt sich hier stets nur um zufällige Verdickungen, welche an anderen Stellen ebenso gut zur Beobachtung kommen.

Fig. 4 giebt ein Bild von der Wucherungszone an der Somatopleura zwischen äusserer Umschlagskante und Vena umbilicalis bei starker Vergrösserung. Die Abbildung stellt einen Schnitt durch den 9. Urwirbel dar. Die hier statthabende Bindegewebsproduktion bedingt aber, so viel ich sehen konnte, keine



eigentliche Faltenbildung der Somatopleura, wie sie für Amphibien von Field (94) abgebildet wurde. Im übrigen erinnert das Bild aber sehr an jenes, mit welchem Rabl (92) den gleichen Vorgang bei Selachiern zur Darstellung brachte.

### **Embryo mit 21. Urwirbeln.**

Der von C. K. Hoffmann (90) erwähnte vordere Neuroporus ist vorhanden. Der Canalis neurentericus ist offen. An dem Auge bemerkt man die erste Linsenanlage als Verdickung des Ektoderms und die Umwandlung der primären Augenblase in die sekundäre. Die Entwicklung des Gehörorganes ist bis zur Bildung eines einfachen Bläschens mit breiter Öffnung nach aussen gediehen. Die Rachenhaut ist eben durchgebrochen; ebenso die erste Kiemenspalte beiderseits. Die zweite ist links gleichfalls durchgängig, rechts im Durchbruch begriffen. Die dritte ist beiderseits deutlich angelegt. Die Bildung des Kopfdarms ist bis zu dem 9. Urwirbel erfolgt, während das Schwanzdarmrohr nach vorn bis zu dem letzten Urwirbel reicht. Die Urniere beginnt mit dem 6. Urwirbel und besteht aus 12 Segmentalbläschen.

Die topographischen Verhältnisse am Vorderrumpfe sind in diesem Stadium andere geworden. Während nämlich bei dem erst geschilderten Embryo der dorsale Abschnitt des Rumpfcöloms ziemlich gleichmässig in der Form seines Querschnittes ist und eine Spalte darstellt, welche sich dorsal etwas erweitert, ändert sich das bei dem letzterwähnten Stadium dadurch, dass das Dach der Leibeshöhle, Fig. 3 (hp.) durch die rasch wachsende Urniere (mn) eingebuchtet wird und dieselbe im Bogen umfasst. Es bekommt der früher sagittale Spalt an seinem oberen Ende einen queren Schenkel und giebt das in Fig. 5 und 8 (ph.) sichtbare Querschnittsbild. Der Beginn dieser seitlichen Ausbuchtung der Leibeshöhle fällt ursprünglich mit dem 6. Urwirbel



und dem 1. Urnierenbläschen zusammen, verschiebt sich aber allmählich bis zu diesem Stadium um eine Urwirbelbreite kaudal und stellt die Grenze zwischen Bauch und Parietalhöhle dar, da er in eine Querschnittsebene mit der Einmündungsstelle der Vena omphalomesenterica fällt. Die Urniere überragt also jetzt kaudal um eine Somitenbreite die Cölomausbuchtung und liegt hier im Bereiche der Halshöhle. Es könnte diese Änderung vielleicht mit der kaudalen Verschiebung der Herzanlage zusammenhängen; denn notieren wir die Lage der Mündungsstelle der Vena omphalomesenterica in Bezug auf die Urwirbel, so erhalten wir bei dem ersten Embryo den 3., bei dem zweiten den 4. und bei diesem die Ebene zwischen 5. und 6. Urwirbel. — Der Wulst der Somatopleura reicht von dem Beginn der seitlichen Cölomausbuchtung gleichfalls um eine Urwirbelbreite nach vorn und an seinem Wachstum beteiligt sich jetzt hier das in Proliferation begriffene Hautfaserblatt der Parietalhöhle. Der Wulst selbst hat im Bereiche des 6. und 7. Urwirbels nur wenig, im Bereiche der nächstfolgenden jedoch bedeutend an Grösse zugenommen und seine Zellen sind hier dichter gestellt, Fig. 5 (mw). An seiner Basis ist die epitheliale Zelllage der Somatopleura nicht mehr zu erkennen, dieselbe ist völlig in dem erzeugten Zellwulst aufgegangen. Kaudal nimmt der Wulst an Höhe ab und im Bereiche des 12. Urwirbels bietet er das gleiche Bild wie im vorderen Rumpfabschnitt des vorhergehenden Stadiums; von hier aus ist er bis zu dem 16. Urwirbel noch deutlich zu sehen und das Querschnittsbild desselben an dieser Stelle giebt die Fig. 6 (mw) wieder. In diesem Stadium zeigt auch das Ektoderm, Fig. 5 (ec), eine Reaktion gegen die allmählich andrängende mesodermale Zelleiste (mw). Dasselbe ist bis zu dem 11. Urwirbel über dem Zellwulst verdickt und ist doppelschichtig geworden. Die Grundschiechte besteht aus kubischen, die Deckschichte aus sehr flachen Zellen, Fig. 5. Die Abbildung stellt einen Querschnitt durch den 10. Urwirbel

dar und gerade hier findet sich die grösste Verdickung des Ektoderms, sowie die stärkste laterale Ausdehnung des Mesodermwulstes.

Die Änderung an den vordersten Urwirbeln gegenüber dem letzten Stadium betrifft wieder vor allem die mediale Wand derselben, welche jetzt in Auflösung begriffen ist. Das Sklerotom (scl) ist selbständig geworden. Die freien Zellen des so entstandenen axialen Bindegewebes schliessen sich ventral dem intermediären der medialen Umschlagskante ohne Grenze an. Ob während der Auflösung der medialen Wand zu Bindegewebe die innerste gegen die Urwirbelhöhle gelegene Zellschichte sich erhält und neuerdings epitheliale Anordnung gewinnt, wie Heape (87) dies beim Maulwurf gesehen; oder ob die dorsale Wand durch ihr Vorrücken den Defekt deckt, wie Kaestner (92) dies angiebt, habe ich nicht weiter verfolgt. Gesehen habe ich aber, dass vor Beginn der Auflösung die Begrenzung der Urwirbelhöhle nach innen keine scharfe ist und die Zellen der medialen Wand hier regellos gelagert sind, während nach Beginn der Auflösung die Grenze des spaltförmigen Lumens als schmaler protoplasmatischer Saum wieder deutlich wird und man häufig auf Schnitten mitten durch den Urwirbel eine Reihe epithelial geordneter Zellen als Ursache dieses Saumes erkennt. Jedenfalls beginnt dieser Vorgang im Anschluss an die dorsale Wand, welche nunmehr von der Umschlagskante parallel mit der lateralen verläuft, denn das Sklerotom bleibt am längsten am ventralen Ende der Somitenhöhle mit dem Urwirbel im Zusammenhang.

### Embryo mit 24 Urwirbeln.

Der Canalis neurentericus, sowie der Neuroporus sind vorhanden. Das Gehörbläschen ist von dem Ektoblast abgerückt und mündet nur mehr durch einen engen Kanal nach aussen

Die Linsenanlage bildet ein offenes Säckchen. Von den Kiemen-spalten ist die erste durchgebrochen, die zweite beiderseits im Stadium der Verschlussplatte, die dritte ist eingebuchtet. Die erste unpaare Anlage der Thyreoidea ist als Rinne der ventralen Pharynxwand zu sehen.

In diesem Stadium ist der Mesodermwulst in seinem vordersten Abschnitt bis zu dem 9. Urwirbel sehr verflacht und trennt nur als dünne Zellschichte die Urniere von dem Ekto-blast. Es rührt dies davon her, dass der Wulst den festen Zusammenhang seiner Zellen verliert und dieselben sich dann auf eine grössere Strecke verteilen. Auch die Somatopleura ist hier als flache Zelllage wieder sichtbar.

Mit dem 9. Urwirbel aber, tritt der Wulst scharf begrenzt auf und erreicht ventral dieses und der nächstfolgenden Somiten seine grösste Dicke. Seine Elemente sind hier so dicht gestellt, dass er schon durch seine dunklere Färbung auf dem Schnitt auffällt. Kaudal ist er bis zu dem 16. Urwirbel verfolgbar und geht hier wie früher in eine diffusere Verdickung der Somatopleura über. Das Ektoderm zeigt die charakteristische Erhöhung seiner Zellen über dem Wulste auf der Strecke zwischen 9—14. Somiten. Im Bereiche des 6., 7. und 8. unterscheidet sich dasselbe an dieser Stelle nicht mehr von der Umgebung. — An den vordersten Somiten ist die Auflösung des Sklerotoms weiter gediehen und das freie Zellmaterial desselben steht nur mehr an einer kleinen Stelle in der Höhe der Aorta mit dem Myotom im Zusammenhang und grenzt hier an das Myoköl. Dorsal davon wird die mediale Wand der nunmehrigen Doppel-tafel, der Hautmuskelpalte Rabls, von einer Lage kubischer Zellen gebildet, welche sich unmittelbar an die der früheren dorsalen Wand anschliessen und deren Abkunft ich, wie erwähnt, nicht sicher stellen konnte. Unter der Sklerotomaus-trittsstelle hat sich die frühere ventrale Wand umgelegt und bildet so den untersten Abschnitt der medialen Begrenzungs-

wand der hier sehr deutlichen Somitenhöhle. Als Ursache davon erkennt man durch einen Vergleich von Querschnittszeichnungen durch verschieden alte Urwirbel das ventrale Wachstum desselben; gerade wie die fortschreitende dorsale Ausdehnung des Urwirbels die ursprünglich dorsale Wand zur medialen macht. Bei *Lacerta* wird also, soviel ich sehen konnte, nur die mediale Urwirbelwand zur Bildung des axialen Bindegewebes aufgebracht, während die laterale, dorsale und ventrale sowie auch die vordere und hintere Wand des Urwirbels in ganzer Ausdehnung erhalten bleiben und sich zu dem Myotom schliessen. Die meisten Autoren, welche die Sklerotombildung an dem Amniotenurwirbel untersuchten, sahen allerdings einen grösseren Abschnitt desselben zu Bindegewebe zerfallen; so Bonnet (89) beim Schaf, Heape (87) beim Maulwurf und Müller (88) beim Hühnchen. Wenn aber Kaestner im allgemeinen sagt, dass bei den Amnioten die laterale, ventrale und die ventrale Hälfte der medialen Wand (nach seiner Bezeichnung) zur Bildung des Sklerotoms sich auflöst, so trifft das für Reptilien keineswegs zu. Auch die Ansicht Kaestners kann ich nicht teilen, dass die dorsale Myotomkante und der ventrale Myotomfortsatz, d. i. der ventralste Urwirbelabschnitt, eine Bildung der äusseren Urwirbelwand sind, welche sich nach der Ablösung des Sklerotoms an ihrem oberen und unteren Ende medial umschlägt. Nach Kaestner ist also die gesamte Rumpf- und Extremitätenmuskulatur, mit Ausnahme des primären Seitenmuskels ein Produkt der äusseren Urwirbellamelle, welche in gleichem Masse befähigt ist, Muskulatur zu bilden wie die innere Lamelle, die Muskelplatte der neueren Autoren. Eine Ansicht, welche Field (94) in Bezug auf den ventralen Myotomfortsatz (ventrale Urwirbelfalte) der Amphibien gleichfalls vertritt, während Mauer (92) angiebt, dass bei Amphibien der ventrale Urwirbelfortsatz aus beiden Lamellen sich aufbaue, welche an der ventralen Kante in einander übergehen, und das



auch an diesem Abschnitt des Myotoms die Sonderung beider Schichten als Muskel- und Hautfaserplatte aufrecht zu erhalten sei. Diese Ansicht ist für Reptilien wohl die richtige, sowohl für die dorsale als ventrale Myotomfalte; denn da sich bei *Lacerta* die äussere Urwirbelwand von der ursprünglich dorsalen und ventralen durch ihren Bau unterscheidet, ist ihre Begründung nicht schwer und dieselbe wird vielleicht am besten durch folgende schematisch gehaltene Prismenzeichnungen von



Fig. 2.

Querschnitten durch verschieden alte Urwirbel eines Embryo erläutert<sup>1)</sup>.

1) Meine kurzen Angaben über das Verhalten der Urwirbel sind durch die neue Publikation Maurers (94) fast überflüssig geworden. Einmal in den Text aufgenommen, konnte ich sie aber nicht leicht entfernen und in mancher Beziehung mögen sie vielleicht doch brauchbar sein.



Ist aber diese Beobachtung richtig, so verliert der von Kaestner durchgeführte und durch schematische Zeichnungen erläuterte Vergleich der Urwirbeldifferenzierung bei den verschiedenen Wirbeltierklassen seine allgemeine Gültigkeit und wäre für Reptilien nur dann aufrecht zu erhalten, wenn man die dorsale und ventrale Urwirbelwand zur lateralen gehörig rechnet, was aber durch die histologische Differenz als unstatthaft sich herausstellt. Da aber bei Selachiern die Abschnürungsstelle des Urwirbels von den Seitenplatten nicht mit der ventralen Sklerotomgrenze zusammenfällt, wie aus den Abbildungen Rabls klar hervorgeht, so glaube ich, ist gegen jene Ansicht nichts einzuwenden, welche im Gegensatz zu Kaestner auch hier den ventralen Myotomfortsatz als ein Produkt beider Urwirbellamellen ansieht. — Von einer Fibrillenbildung in den Zellen der medialen Lamelle ist noch nichts zu sehen; auch nicht auf Horizontalschnitten durch einen gleichaltrigen Embryo. Ich kann daher die Angabe Kaestners für Reptilien nicht bestätigen, dass die Sklerotom- und Muskelbildung bei den Amnioten gleichzeitig erfolge.

An einer Sagittalschnittserie dieses Stadiums lernen wir an den ersten Urwirbeln hinter dem Gehörbläschen eine Formänderung kennen, welche auf dem beginnenden ventralen Wachstum derselben beruht und welche die Fig. 7 wiedergibt. Der Schnitt trifft die vordersten Urwirbel parallel ihrer Längsachse und zeigt, dass jeder derselben an seiner Basis einen Spross mit deutlichem Lumen zu treiben begonnen hat, so dass der Urwirbel auf dem Längsschnitt eine trichterförmige Gestalt bekommt. Die Sprossen der ersten 5 Myotome ( $s_1-s_5$ ) konvergieren hierbei deutlich gegen die Querschnittsebene des 4. Somiten. Wie wir durch v. Bemmeln wissen, gehören von diesen ersten 5 Myotomen 4 dem Hinterkopf an, während das 5. das 1. Rumpfmotom ist. Ihre Sprossen liefern die Zungenmuskulatur. Die folgenden drei Myotome lassen diese Sprossbildung gleichfalls in abnehmender

Grösse erkennen ( $s_6-s_3$ ) und zwar wenden sich die der beiden ersten etwas nach hinten, so dass der 5. und 6. Myotomspross divergierend auswachsen. Es reichen die beiden Sprossen des 6. und 7. Somiten eben in den Bereich der Urniere, zwischen deren Windungen und dem Ektoblast sie sich vordrängen, ohne den Mesodermwulst schon zu erreichen. Die weiter kaudal gelegenen Somiten enden alle mit breiter Basis dorsal der Urniere.

Das gleiche Verhalten der Myotome lässt auch eine Horizontalschnittserie dieses Stadiums erkennen, bei welcher ein Schnitt in der Höhe der dorsalen Grenze der Urniere lateral von derselben die querdurchschnittenen Sprossen zeigt. Ebenso ist auf dem in Fig. 8 abgebildeten Querschnitt das ventralste Stück des Urwirbels als Spross desselben anzusehen, wie aus einem Vergleich mit jüngeren Stadien hervorgeht.

Von einem

### Embryo mit 28 Urwirbeln

ist nicht viel Neues zu berichten. Die Scheidung des ursprünglich gleichmässigen Wulstes in einen proximalen flacheren Abschnitt und einen kaudalen, der stetig zunimmt, wird immer deutlicher. Derselbe hat bis zu dem 13. Somiten eine Stärke erreicht, welche die erste Vorbuchtung des Ektoblast nach aussen bedingt. Fig. 9 (mw.) und Fig. 34. Die Somatopleura ist an der Basis des Wulstes (mw.) als kubische Zelllage bis zu dem 11. Somiten wieder sichtbar. Kaudal reicht die Proliferationsstrecke jetzt bis zu dem 20. Urwirbel, während die darüberliegende Ektodermverdünnung mit dem 16. Urwirbel endet. Wie deutlich der Wulst des parietalen Peritoneums im Bereich des 16. Urwirbels auf einem Querschnitt noch zu sehen ist, giebt die Fig. 10 wieder. Wir erkennen leicht die Übereinstimmung mit Fig. 2 und 3, welche zwei Schnitte durch die eigentliche Extremitätenanlage eines jüngeren Stadiums wiedergeben. — Verfolgen wir die Serie kaudalwärts durch und richten wir unser

Augenmerk auf die Myotome, so begegnen wir zunächst auf den Schnitten hinter dem Gehörbläschen jenen schon besprochenen fünf, welche durch ihr ventrales Wachstum die Zungenmuskulatur erzeugen. Die Konvergenz ihrer Sprossen ist auch an Querschnitten nun deutlich zu erkennen. Bestätigen kann ich hier auch die geringere Ausbildung des ersten Occipitalmyotoms, welche v. Bemmelen erwähnt. Weiter kaudal erscheint das 6. Myotom und auf dem Schnitte durch die hintere Wand desselben sein ventraler Spross, der auch auf dem nächsten Schnitt noch sichtbar ist und der vorderen Wand des ersten Urnierenbläschens dicht anliegend, sich zwischen dasselbe und dem Ektoderm herabdrängt. Das gleiche Bild wiederholt sich bei den beiden folgenden Myotomen und ich brauche nur noch zu sagen, dass in diesem Bereich des Rumpfes ein Somatopleurawulst nicht mehr besteht und zwischen Urniere und Ektoderm blos ein spärliches mesodermales Zellmaterial sich findet, das aber nicht zwischen die äussere Myotomlamelle und das Ektoderm heraufreicht. Mit dem 9. Myotom wird der Wulst sichtbar und der gleichfalls noch etwas kaudal gerichtete ventrale Spross dieses Myotoms reicht eben an ihn heran, Fig. 9 (vsp.). Die gegen den andringenden Spross gelegenen Zellen des Wulstes zeigen eine wesentliche Auflockerung und umfassen das Ende desselben von allen Seiten.

Das gleiche ist bei dem 10. Myotom der Fall. Die kürzeren Sprossen des 11. und 12. erreichen den Somatopleurawulst nicht und derselbe zeigt hier wieder ein gleichmässig festes Gefüge. — Zwischen den Myotomen und der Urniere, welche die erste Glomerulusbildung erkennen lässt, liegt die hintere Kardinalvene, welche aber nicht mehr wie in jüngeren Stadien ein einfaches Rohr darstellt, sondern zwischen die Urnierenerschläuche das von Hochstetter (92) beschriebene Gefässnetz gebildet hat. — An der medialen Wand der vordersten Myotome kann man in diesem Stadium die erste primitive Muskelbildung erkennen; aber nicht,

wie Kaestner (92) angiebt, unmittelbar an der dorsalen Umschlagskante, sondern etwas ventral davon. Der an die Umschlagskante grenzende Abschnitt, der medialen Wand, welcher der früheren dorsalen entspricht, bewahrt noch lange den indifferenten embryonalen Charakter seiner Zellen; geradeso wie der unterste Abschnitt, der sich aus der ventralen Wand durch mediales Umschlagen gebildet hat. — Zur Charakterisierung dieses Stadiums kann ich noch sagen, dass die erste Anlage des Geruchorganes als verdickte ektodermale Leiste kenntlich ist. Ferner, dass das Gehörbläschen vom Ektoderm getrennt und das Linsensäckchen auf der linken Seite geschlossen, rechts noch offen ist. Der Neuroporus ist verschwunden, der neurenterische Kanal vorhanden. Erwähnenswert ist wohl auch, dass in dieses Stadium die erste Anlage des dorsalen Pankreas fällt, als leistenförmige Verdickung der Darmwand, dicht hinter der Vena omphalomesenterica.

### Embryo mit 32 Urwirbeln.

Beginn der Epiphysisbildung als seichtes Divertikel des Zwischenhirndaches gegen das Ektoderm. Das Geruchorgan ist zur offenen Nasenrinne umgewandelt. — Am Auge besteht das abgeschürte Linsensäckchen aus gleich hohem Cylinderepithel und liegt dem äusseren Keimblatt dicht an. Das noch einfache Gehörbläschen hat sich gestreckt und an seiner Basis ist die Bildung des Acusticusganglion zu bemerken. Der Canalis neurentericus ist offen. Zwei Kiemenspalten sind durchgebrochen, die dritte ist im Stadium der Verschlussplatte, die vierte ist eben sichtbar. Die Thyreoideaanlage ist zu einem kurzen Kanal geschlossen, der frei auf dem Pharynxboden mündet. Die dorsale Pankreasanlage hat sich zu einer offenen Rinne umgewandelt, die über der ersten Leberanlage liegt. Von der rechten Splanchno-



pleura wäre noch die Bildung einer niedrigen Falte zu erwähnen, welche in den Recessus parietalis dorsalis sich entwickelt und den sog. rechten Lungenflügel Ravns (89) darstellt. Dieselbe beginnt unmittelbar hinter der späteren Lungenanlage und endet vor der dorsalen Pankreasausstülpung.

Bei Durchsicht der Serie finden wir die Auflösung des Somatopleurawulstes kaudal fortgeschritten und bis zu dem 13. Somiten buchtet das freie mesoblastische Zellmaterial der Extremitätenleiste, Fig. 11 (mw) das verdickte doppelschichtige Ektoderm (ec) nach aussen vor. Die Extremitätenanlage wird dadurch als deutliche Leiste äusserlich sichtbar. Nur wenig vorspringend beginnt dieselbe mit dem 6. Somiten, erhebt sich steiler im Bereich des 9. und fällt mit dem 13. rasch ab. Weiter kaudal bietet der Mesodermwulst eine Strecke weit das Bild der Fig. 5. Noch weiter nach hinten aber wird es schwer genaues anzugeben, denn die Schnittrichtung geht infolge der starken Krümmung des Embryo allmählich aus der queren in die horizontale über. Es gelang aber wenigstens den Mesodermwulst bis zu dem 22. Urwirbel, und die Ektodermverdickung bis zu dem 19. sicher zu verfolgen. — Von den Urwirbeln haben die ersten 12 einen ventralen Spross getrieben. Die der vordersten Myotome im Bereich der Extremitätenleiste tauchen schon tief in das mesodermale Zellmaterial derselben ein, Fig. 11 (vsp). Der des 8. Myotoms liegt gerade am Anfang des Somatopleurawulstes und die beiden schmalen Sprossen der zwei vorhergehenden Somiten drängen sich zwischen Urniere und Ektoderm, dem letzteren dicht anliegend vor Fig. 12 (vsp). Das Abweichen dieser Myotomsprossen in kaudaler Richtung ist stärker geworden und der Spross des 6. dadurch weiter in den Bereich der Urniere hineingerückt. Die ventralen Sprossen der fünf ersten Myotome nach dem Gehörbläschen konvergieren noch stärker als in dem letzten Stadium und die des 4. und 5. reichen ventral bis zur Vena cardinalis herab. Sie enden alle, die beiden letztgenannten



mit einer kleinen kugeligen Anschwellung, in einer Ausbuchtung des Ektoblast, welche in direkter Fortsetzung der Extraleiste liegt und die Froriepsche Schulterzungenleiste vorstellt. Ich gebe die Abbildung eines Querschnittes durch das 4. Myotom, Fig. 13, da van Bemmels klares Rekonstruktionsbild einer Serie durch einen älteren Embryo entstammt.

Im übrigen ist von den vorderen Myotomen noch zu sagen, dass das Sklerotom nun selbständig geworden ist und die Zellen desselben zwischen Muskelplatte und Medullarrohr bis zu der dorsalen Kante des Myotoms vorgedrungen sind. Die mediale Wand der Myotome zeigt jetzt bis herab zu dem ventralen Spross Fibrillenbildung, mit Ausnahme eines kleinen dorsalen Abschnittes nächst der Urwirbelkante, welcher noch lange aus einem einschichtigen indifferenten Epithel sich zusammensetzt. An den vordersten Myotomen zeigt die Muskelplatte zugleich eine beträchtliche Dickenzunahme in der Hälfte ihrer Höhe. Die laterale Wand der Myotome liess bis zu diesem Stadium keinerlei Änderung erkennen. Die jetzt vorliegende betrifft die dorsale Kante der vordersten Somiten. Hier sind die Zellen nach aussen nicht mehr so scharf konturiert und bei starker Vergrösserung sehen wir dieselben lange Plasmafortsätze dorsalwärts entsenden und zugleich finden wir die epitheliale Anordnung nicht mehr so streng gewahrt, Fig. 13. Ob die vereinzelter Bindegewebszellen, welche in dem Raum zwischen Medullarrohr, Ektoderm und Myotomkante sich finden, von der letzteren oder von dem axialen Bindegewebe abstammen, ist schwer zu sagen. Da aber in den nächsten Stadien an der dorsalen Myotomkante eine Bindegewebsbildung in ausgiebigster Weise in Erscheinung tritt, so ist diese Möglichkeit nicht ausgeschlossen.

### **Embryo mit 37 Urwirbeln.**

In der Höhlung des sekundären Augenbechers liegen die ersten Bindegewebszellen der Glaskörperanlage. Die Wand des

Linsebläschens ist noch überall gleich dick. Die Nasenrinne hat sich etwas vertieft. Die Anlage des Trigeminus, Acustico-facialis und Glossopharyngeus, welche im letzten Stadium eben zu sehen war, ist jetzt deutlich ausgebildet und auch die zugehörigen Ganglien sind entwickelt. Die Spinalganglien sind im Vorderrumpf gleichfalls vorhanden. Der Canalis neurentericus ist geschlossen. Von den Kiemenspalten sind die zwei vordersten durchgebrochen, die nächste am Durchbruch und die vierte eingebuchtet. Die erste Anlage der Lunge ist in diesem Stadium zu sehen und besteht, wie Stoss (92) sehr richtig bemerkt, in einer paarigen Ausstülpung des Oesophagus, an welche sich erst später die Bildung der Pulmonalrinne anschliesst. Da aber beide Bläschen von der ventralen Darmwand ihren Ausgang nehmen, so ist es klar, dass die allererste Lungenanlage in einer Vertiefung und Verbreiterung des Darmbodens bestehen muss, welche schon in dem vorletzten Stadium auftritt. Das rechte Lungenbläschen dringt bei seiner Entwicklung in die früher erwähnte Splanchnopleurafalte von vorne her ein.

Die äussere Gestalt der Extremität dieses Embryo giebt die Figur 35 wieder. Dieselbe hat sich gegenüber dem vorigen Stadium dadurch geändert, dass die Extremität ihrer späteren Form entgegenzugehen beginnt. Es geschieht dies zunächst dadurch, dass sich die Extremitätenleiste an ihrem kaudalen Ende lateral vergrössert und dadurch Zapfenform annimmt. Ich glaube jedoch, dass diese Änderung nicht auf einem stärkeren lateralen Wachstum dieses Abschnittes allein beruht, sondern vielmehr die Folge einer latero-kaudalen Wachstumstendenz der ganzen eigentlichen Extremitätenleiste ist. Zugleich erhebt sich die Extremität etwas dorsalwärts, wie das die Abbildung 14 erkennen lässt. Es geht also die Bildung der späteren Extremität bloß von dem kaudalen Abschnitt der ersten gleichförmigen Leiste aus und erstreckt sich über fünf Somiten, den 9.—13.; während der kraniale kürzere Abschnitt der Leiste schon frühzeitig sein

ferneres Wachstum aufgibt und in diesem Stadium nicht mehr kenntlich ist.

Auch die hintere Extremität, welche in dem letzten Stadium als gleichförmige niedere mesodermale Zelleiste ventral der letzten 6 Urwirbel zu sehen war, ist jetzt zu einem Höckerchen herangewachsen. Eine vorübergehende Kontinuität beider Anlagen, durch den Somatopleurawulst habe ich nicht gesehen; denn während die hintere Extremität eben in Erscheinung tritt, beginnt auf der Zwischenstrecke von vorne her der frühere Wulst zu verschwinden. Die Zellen desselben lockern sich und breiten sich rasch gleichförmig zwischen der Somatopleura und dem äusseren Keimblatt aus. Gleichzeitig verliert auch das Ektoderm seine charakteristische Erhöhung. Diese bewahrt es nur über dem Extremitätenzapfen selbst und bildet zugleich auf dem Scheitel desselben eine knopfförmige Verdickung, welche den Beginn einer eigentlichen Faltenbildung darstellt, wie wir sie aus der Entwicklung der Selachierflossen kennen. — Die mesodermalen Zellen im Innern des Zapfens sind gegen das Ektoderm und vor allem gegen den Scheitel der Anlage zu dichter gestellt und dazwischen sind die ersten Gefässe erkennbar. Es sind kurze Äste mehrerer, ich glaube segmental aufeinanderfolgender, grösserer Gefässe der seitlichen Rumpfwand, welche im Bereiche der Extremitätenbasis herabziehen und sich in die Vena umbilicalis ergiessen. — Von den Myotomen ist zu sagen, dass auch das 13. einen kurzen ventralen Spross besitzt, der nach vorn und aussen der Extremitätenanlage zustrebt; ferner, dass die Sprossen der vorhergehenden Myotome ventral weiter ausgewachsen sind und die des 9.—12. rings von den Zellen des Extremitätenzapfens umgeben sind, Fig. 14 (vsp).

Ich will aber gleich hier darauf aufmerksam machen, dass diese mesoblastischen Zellen niemals zwischen Myotom und Ektoderm dorsal vordringen; auch nicht auf der Strecke zwischen beiden Extremitätenanlagen. — Auffallend wird in diesem Stadium

die geringere Stärke der Sprossen des 6. und 7. Myotoms; auch die des 8. erreicht nicht die Dimensionen der kaudal folgenden, welche im Bereich des Extremitätenzapfens liegen.

### Embryo mit 39 Urwirbeln.

An dem Gehörbläschen ist die Bildung des Recessus labyrinthi im Gange. Die mediale Wand des Linsensäckchens zeigt die erste Erhöhung ihrer Zellen zur Faserbildung. Von den Kiemenspalten sind drei durchgebrochen, die vierte tief eingebuchtet, die fünfte angedeutet. Das Epithel des tiefen Nasen grubchens hat sich sehr verdickt und zwischen seiner Basis und dem Gehirn findet sich das Olfaktoriusganglion. Hinter dem linken Lungenbläschen ist gleichfalls eine Falte der Splanchnopleura entstanden (linker Lungenflügel Ravns). Die rechte Falte hat noch keine Beziehung zur Leberanlage gewonnen, sie endet über der dorsalen Pankreasanlage in dem Recessus parietalis dorsalis.

Über die Form der Extremität ist nur zu sagen, dass die zapfenförmige Anlage ihre Ursprungsfläche von der Rumpfwand kaudalwärts etwas überragt. Der Scheitel derselben, der bisher einer Linie entsprach, wird dadurch allmählich verkürzt und rückt nach hinten. Über demselben zeigt das Ektoderm die grösste Verdickung. Von den ventralen Sprossen des 6—13. Myotoms liegen, wie wir sahen, die 3 vordersten im Bereiche jenes abgeflachten kranialen Stückes der Extremitätenleiste, welches mit dem 9. Myotom in den eigentlichen Extremitätenzapfen übergeht. Ihr Verhalten ist folgendes: Der erste und zweite ziehen als schwacher Zellstrang, ohne wahrnehmbares Lumen in ventrokaudaler Richtung zwischen Urniere und Ektoderm bis in die Ebene des übernächsten Myotoms, um hier in dem spärlichen Bindegewebe zu enden, das die Urniere von dem Ektoblast trennt. Der dritte, etwas stärkere Myotomspross



(also der des 8. Somiten) liegt unmittelbar vor dem Beginn des Extremitätenzapfens und endet mit einer kleinen kolbigen Anschwellung. An dieser Stelle beginnt auch die Erhöhung des Ektoblasts. Die Sprossen der folgenden fünf Myotome (9—13) liegen im Bereich des Extremitätenzapfens und sind stärker als die vorerwähnten. Von denselben zeigen die drei proximalen gegen das letzte Stadium eine wichtige Änderung, welche darin besteht, dass jeder an seinem ventralen Ende eine nach aussen gerichtete Knospe getrieben hat, wenn ich diese Bildung aus einem Vergleich mit dem gleichen Vorgang bei Selachiern so nennen darf. Allerdings sind es hier und dort verschiedene Formen; denn während die beiden Knospen eines Myotoms bei Selachiern kugelige Säckchen vorstellen, besitzt die eine des Reptilienmyotoms mehr die Gestalt einer nach aussen gerichteten Falte. Im Innern derselben ist ein deutliches Lumen sichtbar. Die beiden letzten Sprossen der Extremitätenanlage zeigen diese Bildung noch nicht. Auf Fig. 15 (kn) ist die Knospe des 10. Myotoms, also die zweite der Extremität sichtbar und es bedarf über die Form derselben keiner weiteren Worte. Eine andere Frage aber könnte ich hier zu entscheiden suchen, ob die Knospe ein Produkt der medialen oder lateralen Wand des Myotomsprosses ist oder beider? Ein Anhaltspunkt ist in dem einschichtigen Bau der medialen und dem mehrzeiligen der lateralen Wand gegeben und dadurch vermochte ich auch zu sagen, dass bei der Bildung des Myotomsprosses beide Wände gleichmässig sich beteiligen und die Grenze beider die ventrale Kante desselben ist. Weit schwerer ist ein Urteil in betreff der Knospe. Aus der genauen Untersuchung mehrerer Serien dieses Stadiums glaube ich sagen zu dürfen, dass die Knospe selbst ein Produkt der medialen Wand ist. Die mehrzeilige laterale Lamelle reicht bis zu dem \* der Fig. 16; hier beginnen die helleren Zellen der medialen Lamelle und die Knospe wäre folglich dadurch entstanden zu denken, dass eine stärkere Zell-



vermehrung der medialen Wand an ihrem ventralen Ende die laterale nach aussen verdrängt. Ein in 5" dicke Schnitte zerlegter Embryo von 41 Urwirbeln liess mich diese Verhältnisse an der vorletzten Knospe der Extremität, welche fast rein ventral verläuft, am besten erkennen. Der Schnitt ist in der Fig. 16 wiedergegeben. — An dem ventralen Spross des 6. und 7. Myotoms kommt es zu keiner Knospenbildung, aber die erwähnte kolbige Anschwellung des 8. ist wohl als rudimentäre Anlage einer solchen aufzufassen. Die erwähnten beiden ersten Sprossen machen auch darin eine Ausnahme, dass eine deutliche laterale und mediale Lamelle an ihnen nicht zu erkennen ist. Dieselben erscheinen auf einem Querschnitt als kompakter Strang aus regellos gelagerten Zellen. An dem folgenden Spross jedoch, der an Dicke eine Mittelstellung einnimmt, war die äussere Lamelle als deutlich mehrzeilige Lage von der einschichtigen medialen an vielen Stellen abzugrenzen und diese zeigte schon weit herab die erste Fibrillenbildung. Ich glaube daher, dass wohl auch bei den beiden vorhergehenden Sprossen diese Formänderung auf Abplattung beruht und sich durch die Enge des Raumes erklärt, in welchem dieselben ventral vorwachsen. Von einer Knospenbildung an den Myotomen der Zwischenstrecke zwischen beiden Extremitätenanlagen, wie sie von Dohrn (84) und Rabl (92) für Selachier geschildert wurden, konnte ich, wie auch van Bemmelen bei *Lacerta* nichts entdecken. — Bei dem erwähnten Embryo von 41 Urwirbeln war trotz der geringen Altersdifferenz an den zwei ersten Knospen der Extremität eine wichtige Änderung zu sehen. Die früher scharfe Begrenzung derselben ist verschwunden, die Knospen heben sich nicht mehr so scharf von dem sie umgebenden Mesoblast der Extremitätenanlage ab und mit starker Vergrösserung erkennt man, dass einzelne Zellen des Knospenbodens, namentlich gegen die lateral gerichtete Kante zu, ihren epithelialen Verband verlassen und in die Mitte der Extremitätenbasis gelangen,

Fig. 17. Zugleich bemerkt man eine auffallend hohe Zahl von Kernteilungsfiguren in der ventralen Knospenwand. — Bei dieser Serie sah ich auch zwischen der äusseren Lamelle der vordersten Myotome und dem Ektoderm die ersten Bindegewebszellen auftreten. Ihre Herkunft aus der lateralen Wand, nahe dem ventralen Urwirbelende war leicht zu erkennen. Kaestner sah bei Vogelembryonen, dass sich diesem; aus der äusseren Myotomlamelle freigewordenen Bindegewebe Zellen beimischen, die zum grössten Teil aus der Somatopleura stammen und zwischen Ektoderm und Urwirbel dorsal vordringen. Er überträgt diesen Befund auf alle Amnioten. Ich kann dagegen nur anführen, dass es geradezu auffallend ist, wie die dicht gestellten Zellen des Extremitätenzapfens nach aussen von dem Myotomspross genau an der Abgangsstelle des Ektoderms auf die Extremitätenanlage wie abgesperrt halt machen und nicht in den Raum zwischen lateraler Myotomlamelle und Ektoderm dorsal vordringen. Selbst bei einem Embryo von 58 Urwirbeln, wo beide Gewebe schon unmittelbar in einander übergehen, glaubte ich noch eine Grenze gesehen zu haben. An der dorsalen Myotomkante ist nun die Abspaltung von Zellen eine sehr energische und erstreckt sich auf einen grösseren Abschnitt der lateralen Wand. Bei dem Studium der bisher beschriebenen Serien suchte ich mir auch über die Beziehungen der lateralen und medialen Wand des Myotoms zu einander klar zu werden. Ich muss sagen, dass ich eine Beteiligung der äusseren Lamelle an der Bildung der Muskelplatte, wie sie von Kaestner und Kollmann für Amnioten beschrieben wurde, nicht auffinden konnte. Dieselbe müsste aber doch gerade bei jüngeren Stadien auftreten, so lange die Zellen der inneren Lamelle noch einen indifferenten Charakter zeigen, während nach erfolgter Differenzierung derselben, eine Einwanderung von Zellen der lateralen Wand eher als Grundlage des inter- und perimuskulären Bindegewebes zu denken wäre, oder höchstens zur Apposition einer

jüngeren Muskelschichte führen könnte, wie Kollmann dies für menschliche Embryonen beschreibt. Ich glaube, ein unbefangener Beobachter würde bei der ungemein scharfen Grenze beider Lamellen, die wirklich wie mit dem Lineal gezogen erscheint, an die Möglichkeit eines Zellübergangs aus der einen in die andere gar nicht gedacht haben. Bei sehr sorgfältiger Untersuchung jedoch fand ich wirklich einige wenige Stellen, welche Verdacht auf einen solchen Vorgang erweckten. Aber es betraf dann stets die charakteristischen Bindegewebszellen der äusseren Wand mit kleinem auffallend dunkel gefärbtem Kern; und nur in dieser Auffassung ist daher eine Beziehung beider Lamellen zuzugeben. Der Vorgang des Einwanderns axialer Bindegewebszellen zwischen die der Muskelplatte ist in diesem Stadium gleichfalls erkennbar. — Die Spinalganglien sind jetzt scharf begrenzt und von denselben ist ein starker ventraler Nerv bis an den Beginn des Sprosses zu verfolgen.

Von den Gefässen ist noch zu sagen, dass die früher erwähnten Venen der Rumpfwand im Bereich der Extremitätenanlage durch Anastomosen sich zu einem Längsgefäss verbunden haben, das ventral der Knospen, parallel mit der Vena umbilicalis verläuft. In dem Zellgewebe zwischen der dritten und vierten Knospe ist ferner die erste Anlage der Arteria brachialis sichtbar; doch konnte ich ihren Ursprung aus der Aorta noch nicht erkennen.

### **Embryo mit 45 Urwirbeln.**

An dem Gehörbläschen ist eine Verdickung seiner Wand an der dem Ganglion des Acusticus zugekehrten und an der gegenüberliegenden Seite aufgetreten. An dem Auge haben die primitiven Linsenfasern den Hohlraum des früheren Säckchens fast völlig verdrängt. Das mesenchymale Gewebe im Innern des sekundären Augenbeckers ist reichlicher geworden. Die drei ersten Kiemenspalten sind durchgängig, die vierte ist am Durchbruch und die fünfte eingebuchtet. — Die rechte Falte

der Splanchnopleura ist mit der Leberanlage in Verbindung getreten und ist dadurch die Bildung des Recessus sacci omentalis (Ravn) erfolgt. Nach hinten endet die Falte wie früher über der dorsalen Pankreasanlage. Die von Ravn beim Kaninchen gesehene sagittale Falte des primitiven Zwerchfells ist bei *Lacerta* ebensowenig vorhanden, als beim Schaf. (Stoss).

Ich will diese Serie zunächst schnittweise beschreiben und mit jenem beginnen, der das erste Spinalganglion trifft, Fig. 18. Dieses Ganglion (sgl) ist, wie auch van Bemmelen angiebt, viel kleiner als die kaudal folgenden. Die sichtbaren beiden Myotome sind das 5. und 6. ( $s_5$  und  $s_6$ ) nach dem Gehörbläschen. Von dem ersteren ist ein kleines ventrales Stück, von dem letzteren die grössere dorsale Hälfte im Querschnitt getroffen. Auf vorhergehenden Schnitten sieht man, dass die Auflösung der äusseren Lamelle dieser Myotome nun die ganze ventrale Hälfte derselben erfasst hat. Der dorsale Abschnitt lässt diesen Vorgang noch nicht in gleichem Masse erkennen, wenn auch vereinzelt schon Zellen ihren epithelialen Verband verlassen und unter das Ektoderm treten. An der dorsalen Umschlagskante dauert der Austritt von Zellen noch an. Die mediale Wand ist fast in ganzer Ausdehnung in Fibrillenbildung begriffen, nur die Zellen an der dorsalen Umschlagskante zeigen auch hier noch ihren embryonalen Charakter und umschliessen mit den angrenzenden der lateralen Wand ein kleines Lumen. Dicht unter dem Medullarrohr (m) liegt die Chorda (ch), um welche die Zellen des Sklerotoms schon zu einer äusseren Scheide angeordnet sind. Ventrolateral sind die beiden Sammelgefässe der Kiemenbogenarterien kurz vor ihrer Vereinigung zur Aorta dorsalis (descendens) getroffen (ao). Der Schnitt geht folglich dicht hinter der letzten Kiemenspalte vorbei. Lateral von dem arteriellen Gefäss liegt die Vena cardinalis anterior (Vc) und ventral von demselben das Darmrohr (d), welches an der Grenze von Kiemendarm und Ösophagus in den Schnitt fällt. Die den



embryonalen Körper ventral abschliessende Zellspange ist der Boden des Kiemendarmes und zwar durch die Krümmung des Embryo in der Ebene des zweiten Kiemenbogens getroffen. In der ventralen Verlängerung des fünften Somiten entdecken wir in dem mesodermalen Gewebe vor der Perikardialgegend einen schmalen Zellstrang ( $vsp_5$ ), der bei starker Vergrösserung aus Fibrillen sich zusammensetzt und auf dem Schnitt vorher von dem ventralen Ende des fünften Myotoms ausgeht. Medial von seinem unteren Ende beginnt ein ebensolcher, aber stärkerer Strang ( $vsp_{1-4}$ ), welcher parallel mit dem Ektoderm abwärts zieht und seitlich von der ventralen Mittellinie endet. Auf dem folgenden Schnitt schliesst sich der ersterwähnte Zellstrang diesem an. Er ist das Produkt jener fünf Zellstränge (Sprossen), welche von den fünf vordersten Myotomen ventral auswachsen, konvergierend sich vereinigen und nach van Bemmelen's Entdeckung die Zungenmuskulatur liefern, soweit dieselbe von den Myotomen stammt. Den grössten Anteil an der Bildung dieses Muskelstranges hat das 4. und 5. Myotom, den geringsten das rudimentäre erste. Dass dieser Muskelstrang in so weiter Ausdehnung sichtbar ist, ist Folge der Krümmung des Embryo, welche gerade in dieser Region eine Neigung der Querschnittsebene von dem dorsalen Ende des 6. Myotoms zu dem ventralen Ende des zweiten Kiemenbogenpaares bedingt, in welcher Richtung eben der Muskelstrang seinem Bestimmungsgebiet zustrebt. Auf den nächsten Schnitten verschwindet der Strang und die Perikardialhöhle wird sichtbar. Noch etwas weiter kaudal fällt mit dem voll getroffenen 6. Myotom die Urniere in den Schnitt und von der ventralen Cirkumferenz des Myotoms sehen wir den schwachen Spross desselben zwischen Ektoderm und Urniere vordringen. Wegen seiner ventrokaudalen Verlaufsrichtung fällt er nur successive und immer weiter ventral mit einem kleinen Stück in den Schnitt und endet in der Höhe der Vena jugularis, gerade lateral von der Stelle, wo ein starkes Gefäss aus dem



Venennetz des vorderen Urnierenabschnittes in dieselbe mündet. Ich habe schon bei dem Embryo mit 41 Urwirbeln auf die verschwundene scharfe Konturierung dieses untersten Abschnittes der vorderen Myotomsprossen aufmerksam gemacht und jetzt erkennen wir, dass sich der erste in eine Muskelzellschichte aufgelöst hat, welche mit dem gleichen Umwandlungsprodukt der beiden folgenden Sprossen zu einer gemeinsamen Längsschichte zusammengeflossen ist; denn es lassen sich diese Sprossen leicht von ihrem zugehörigen Myotom bis in diese Zellenmasse verfolgen, welche auch zwischen zwei in sie eingehenden Sprossen gleich deutlich zu sehen ist. Der dritte Spross zeigt zugleich an der Stelle seines Zusammenhanges mit dieser Längsmuskelschichte eine kleine, nach aussen und hinten gerichtete Anschwellung (kn<sub>3</sub>), Fig. 19, welche gleichfalls in Auflösung ihrer epithelialen Struktur begriffen ist und ich meinte von derselben einen dichterem Zellstreif nach hinten in die eigentliche Extremitätenanlage abgehen zu sehen. Die folgenden Schnitte führen tiefer in die Extremitätenanlage hinein und bald erscheint der Spross des 9. Myotoms mit seiner Knospe, welche schon im letzten Stadium eine Zellausschaltung erkennen liess. Dieser Prozess ist hier so weit gediehen, dass die Knospe in völliger Auflösung begriffen erscheint und sich nur durch ihre dichtergestellten Zellen, von den sie umgebenden Bindegewebszellen des Extremitätenzapfens abhebt. Fig. 20 (kn). — Der weitaus schwerste Teil der Untersuchung war nun der Versuch, über diesen Auflösungs Vorgang an den Knospen und über das weitere Schicksal des freigewordenen myogenen Zellmaterials in der Extremität sicheren Aufschluss zu erlangen. Ich benützte hiezu eine gut konservierte Reihe von 10 Embryonen, welche alle Stadien, von jenem mit 39 bis zu diesem mit 45 Urwirbeln, und vielfach doppelt vertraten. Färbung mit Hämatoxylin und geringe Schnittdicke erwiesen sich dabei gleich förderlich. Ich fand folgendes: Die Zellabspaltung beginnt an dem Knospenboden.

Anfangs bloss eine Ausschaltung von einzelnen Zellen aus der epithelialen Wand, wird der Vorgang rasch energischer und führt schliesslich zur völligen Auflösung der Knospe. Am besten ist der Vorgang in seinem Wesen mit der ersten Bildung des Somatopleurawulstes zu vergleichen, bei welcher auch die Somatopleura selbst in dem produzierten Zellhaufen aufgeht, um sich erst später wieder zu restituieren. Abgebildet ist der Vorgang in den Figuren 17 und 20.

Das aus den Knospen strömende myogene Zellmaterial nimmt seinen Weg gegen das Centrum der Extremitätenbasis und müsste hier zur Bildung von fünf metamer angeordneten Zellhaufen führen. Das ist aber nicht der Fall. Darf ich mir einen etwas gewöhnlichen Vergleich erlauben, so ist der eben geschilderte Vorgang derselbe, als wenn man in fünf dicht nebeneinander aufgehängte Kornsäcke an ihrer Basis ein Loch schneiden würde; der Inhalt fliesst langsam aus, giebt zunächst fünf kleine Häufchen, welche aber schon im nächsten Moment mit der Zunahme ihrer Masse sich miteinander zu einer einzigen Schichte vereinigen. Derselbe Zusammenfluss findet unter den myogenen Zellmassen der fünf Knospen der Extremitätenanlage statt und dass dies hier schon unmittelbar bei dem ersten Ausströmen geschieht, das beruht auf zwei anderen Gründen, die wir nun betrachten müssen. — Ich habe schon bei der Beschreibung des Embryo mit 24 Urwirbeln erwähnt, dass der ventrale Spross des 6. Myotoms nach dem Gehörbläschen, in ventro-kaudaler Richtung von der Urwirbelbasis ausgeht. An den älteren untersuchten Embryonen nimmt dieses Abweichen aus der Querschnittsebene stetig zu und betrifft mit successive kleiner werdenden Winkelausschlägen die sechs vorderen Myotomsprossen der ersten Extremitätenanlage, während der des 12. Myotoms gerade ventral verläuft und der des letzten zugehörigen sich etwas nach vorn wendet. Es laufen also die acht Sprossen des 6.—13. Myotoms konzentrisch gegen die Querschnittsebene des 12. Myotoms zu-

sammen. Bei dem gleichen Vorgang der — Konzentration — wie ich ihn in der Entwicklung der Selachierflosse kennen lernte, hatte ich die allmähliche Veränderung der topographischen Lage der Extremitätenleiste zu den ihr zugehörigen Myotomen auf ein verschiedenes Längenwachstum der Extremitätenbasis und des übrigen Rumpfes zurückgeführt und ich glaube, dass sich

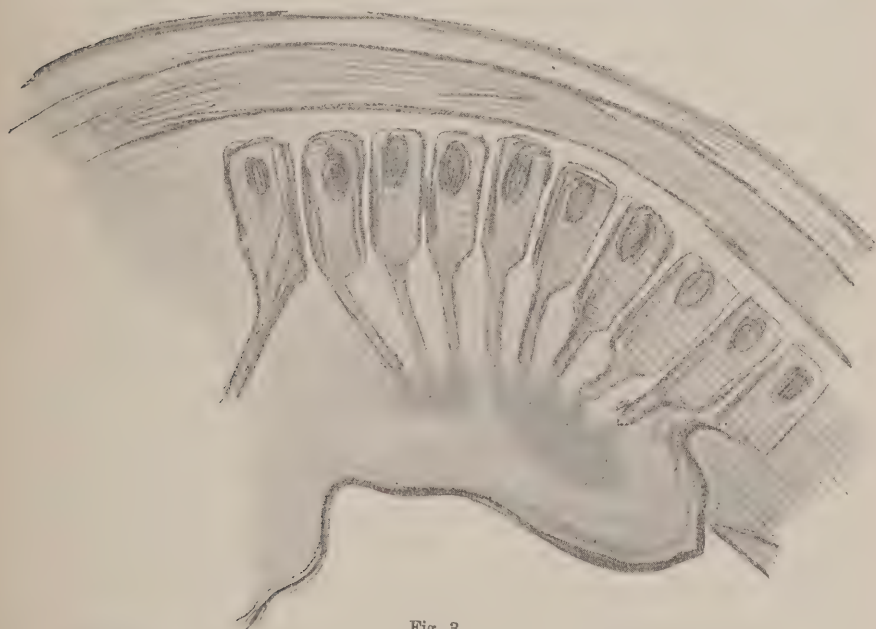


Fig. 3.

diese Ansicht wohl auch bei den Amnioten aufrecht erhalten lässt. Namentlich an den vordersten Sprossen ist das Abrücken der Myotome von der langsamer sich ausdehnenden Extremitätenbasis deutlich zu erkennen. Danach setzt also die Konzentration auch bei *Lacerta* frühzeitig und energisch ein, so dass dieselbe trotz der geringen Zahl von Sprossen und Knospen sehr auffällig in Erscheinung tritt. Die beigegebene Abbildung, Text Figur 3, ist aus den Prismenzeichnungen von vier Schnitten einer Sagittalschnittserie zusammengestellt und giebt ein gutes Bild von der Verlaufsrichtung der Muskelsprossen in diesem Stadium.

Beginnt nun an den kaudalen fünf Sprossen die Auflösung ihrer Knospen, so wäre die Konzentration allein schon im stande, eine Vereinigung der einzelnen Massen zu erzielen, sie wird aber noch unterstützt durch die kaudale Wachstumsrichtung der Extremität. Das aus den Knospen frei gewordene Zellmaterial, strebt in der gleichen Richtung fort und wie dieser Umstand die Bildung einer einzigen unsegmentierten myogenen Zellschicht begünstigen muss, habe ich in der erwähnten Figur gleichfalls schematisch anzudeuten versucht. — Von den Schnitten, welche zu der Zeichnung der Textfigur verwendet wurden, habe ich den wichtigsten naturgetreu abgebildet in der Fig. 19. Der Embryo, dem diese Serie entstammt, ist gleichaltrig mit dem des vorigen Stadiums. Es ist daher auch nur die erste Knospe der Extremitätenanlage in Auflösung begriffen, die übrigen ( $kn_{10-13}$ ) sind noch epithelial. Das 13. Myotom mit seinem Spross fehlt auf diesem Schnitt. Die Zusammengehörigkeit der schief durchschnittenen Myotome ( $s_6-s_{12}$ ) und der sichtbaren Sprossen und Knospen ist aus einem Vergleich dieser Figur und dem Holzschnitt leicht ersichtlich. Zum Verständnis der Lage der Extremität und ihrer zugehörigen Teile kann auch die Fig. 20 beitragen. Hier sind die Sprossen der Myotome quer getroffen, und die des 6—8. ( $vsp_6-8$ ) zeigen auch im Querdurchmesser eine geringere Stärke als die vier kaudal folgenden ( $vsp_9-12$ ), die gerade oberhalb ihrer Knospen getroffen sind. Der letzte Spross fällt mit einer weiter dorsal gelegenen Stelle in den Schnitt und verbreitert sich hier schon zu dem ventralen Myotomende ( $vsp_{13}$ ). Sehr deutlich ist auf diesem Schnitt auch der Verlauf des Zungenmuskelstranges ( $vsp_{1-5}$ ), um die Kiemenregion nach vorn zu sehen. — Kehren wir zu dem Studium der Serie zurück und betrachten wir einen Schnitt, Fig. 20, durch den Extremitätenzapfen, so zeigt die, schon im letzten Stadium vorhandene centrale Muskelzellschichte in der Basis den Beginn einer Teilung in eine schwächere dorsale ( $dm$ ) und stärkere ventrale ( $vm$ ) se-



kundäre Schichte, zwischen denen die Arteria brachialis gegen den Scheitel der Extremitätenanlage verläuft (A). Vor allem an der hier sichtbaren dritten Knospe sieht man, dass die andauernde Zellabspaltung jetzt nach zwei Richtungen hin erfolgt; einmal dorsalwärts über die Arterie gegen die obere Wand des Extremitätenzapfens und dann ventralwärts unter die Arterie gegen die Umschlagskante der ventralen Wand der Anlage in die Bauchwand. Ich bemühte mich an jüngeren Embryonen zu entscheiden, ob nicht vielleicht gleich von Anfang an diese Bildung einer dorsalen und ventralen Schicht direkt von den Knospen aus erfolge, aber ich konnte nichts davon entdecken. Dass in dieser abgebildeten Zellschichte nicht die erste Anlage des Skelettes vorliegt, muss ich erwähnen, um einen solchen Gedanken zu begegnen. Dieses erscheint erst später und in ganz anderer Form und anderer histologischer Beschaffenheit. Die Zellen, welche die beiden beschriebenen Schichten bilden, zeigen durchaus die gleichen Merkmale wie die der medialen Urwirbelwand in ihrem ventralsten Abschnitt, von der sie abstammen. Das Stadium mit 45 Urwirbeln lässt sich also folgendermassen charakterisieren: Im Innern der zapfenförmigen Extremitätenanlage findet sich längs der Basis eine Zellansammlung metameren Ursprungs, welche eine Teilung in eine dorsale und ventrale Hälfte erkennen lässt, zwischen denen die axial gelegene Arterie verläuft. Diese Zellschichte hängt mit den in Auflösung begriffenen Knospen des 9.—13. Myotoms zusammen und setzt sich nach aussen auf eine kurze Strecke in die Extremität hinein fort. Ob eine Beteiligung des 8. Myotoms, durch Auflösung seiner erwähnten kleinen Knospe regelmässig statt hat, konnte ich nicht entscheiden; dass sie aber in einzelnen Fällen vorkommt, glaube ich aus mehreren Gründen annehmen zu dürfen. — Das Gefässsystem der Extremität zeigt mehrere Änderungen. Die Arterie ist nun als Zweig der Aorta kenntlich, läuft axial gegen die Spitze der Anlage und teilt sich hier in



mehrere Äste, aus welchen eine Reihe kleinerer Venen hervorgehen, die in das früher erwähnte seitliche Längsgefäss münden. Die von Hochstetter zuerst beschriebene Seitenrumpfvene ist dorsal des Plexus als sehr feines Gefäss in der vorderen Hälfte der Extremitätenbasis sichtbar und in dieselbe mündet ein kurzer Zweig aus dem Extremitätenzapfen, die radiale Randvene.

Von einem

### **Embryo mit 50 Urvirbeln**

brauche ich bloss zu erwähnen, dass die vordersten Knospen zur Bildung der Muskelschichten fast aufgebraucht sind, während die letzten noch ihre frühere Form und die geschilderte Zellproduktion erkennen lassen. Die Trennung der primären centralen Muskelzellschichte in eine sekundäre dorsale und ventrale ist proximal weiter fortgeschritten. Auffallend ist die geringere Deutlichkeit der dorsalen Schichte auf dem Querschnitt, gegenüber der ventralen, welche sehr deutlich sich abhebt und bei schwacher Vergrösserung sogar scharf konturiert erscheint. Die Ursache dieser Differenz weiss ich nicht anzugeben. Die Nerven sind nun deutlich in die Extremitätenbasis zu verfolgen. Sie nehmen ihren Weg zwischen je zwei Urvirbelsprossen nach aussen und liegen dabei jenem dicht an, zu dem sie angehören. Ihr Verhalten in der Extremitätenbasis und ihr Verlauf zu derselben ändert sich bis zu dem folgenden Stadium nicht wesentlich und soll dort beschrieben werden. — Um die Schilderung der Myotome nicht zu vergessen, will ich hinzufügen, dass an den vorderen die Umwandlung der äusseren Lamelle zu Bindegewebe von der anfänglichen Stelle dorsal vorgedrungen ist und nur mehr ein kurzer Abschnitt unterhalb der dorsalen Kante die frühere epitheliale Struktur zeigt; doch macht sich auch hier der erste Beginn der Auflösung schon geltend. Die Muskelplatte hat an Masse beträchtlich zugenommen und zeigt in Chordahöhe die grösste Dicke; von hier aus nimmt sie gegen die dorsale Kante und

gegen die Abgangsstelle des Sprosses allmählich ab. Endlich muss ich noch erwähnen, dass von dem Zungenmuskelstrang an dem Punkte seiner grössten Konvexität ein kurzer Ausläufer nach hinten abzweigt, welcher später die Verbindung mit jener Muskelschichte herstellt, die aus den Sprossen der drei vordersten Rumpfmotome hervorgegangen ist.

### Embryo mit 56 Urwirbeln.

Die Extremität ist zu der in Fig. 35 und 36 abgebildeten Form herangewachsen. In ihrem Innern hat die Proliferation an den Enden der Urwirbelsprossen ihr Ende erreicht; die Knospen sind verschwunden und damit ist auch der Zusammenhang der dorsalen und ventralen Muskelzellschichte mit den Myotomen gelöst. Die Urwirbelsprossen haben sich im Bereiche der Extremitätenbasis wieder zu der charakteristischen Doppellamelle geschlossen, welche in ihrem Wachstum längs der Somatopleura fortfährt zur Bildung der ventralen Rumpfmuskulatur. Es ist deshalb auch nicht ganz richtig, wenn van Bemmelen auf Seite 242 seiner Arbeit sagt: „Die hier beschriebenen Zellenstränge an dem 6.—13. Myotom (meine Myotomsprossen) sind wohl zu unterscheiden von den ventralen Verlängerungen aller weiteren und auch dieser Myotome zur Bildung der ventralen Rumpfmuskulatur. An Präparaten von Eidechsen aus etwas älteren Stadien kann man dieses ventrale Auswachsen der Muskelplatten, medialwärts von den Extremitätenanlagen sehr gut wahrnehmen“. Es bildet vielmehr derselbe ventrale Spross des Myotoms nach Ausstossung der Knospe ventrale Rumpfmuskulatur. — Aus den ventralen Enden der vordersten drei Myotome war schon im Stadium mit 45 Urwirbeln eine vor der Extremität gelegene einheitliche Längsmuskelschichte hervorgegangen, welche durch die Sprossen mit den betreffenden Myotomen in Verbindung blieb. Diese Verbindung ist jetzt durch den Schwund der beiden ersten, schon im letzten Stadium sehr dünnen, Sprossen gelöst;

so dass die Muskelzellschichte in ihrem proximalen Abschnitt selbständig geworden ist. Gleichzeitig ist dieselbe mit der Anlage der Zungenmuskulatur in Verbindung getreten, indem der früher erwähnte Strang dieselbe an ihrem vorderen Ende erreicht hat. Es geht also diese sekundäre Verbindung wirklich in der von van Bemmelen vermuteten Weise vor sich. Ein Nerv (Ramus descendens) ist längs dieses Verbindungsstranges noch nicht zu sehen. Van Bemmelen erwähnt, dass dieser Muskelstrang eine Verbindung zwischen Zungenleiste und Extremitätenanlage herstellt. In diesem Stadium hat sich jedoch die Extremitätenbildung schon völlig auf die kaudalen fünf Segmente beschränkt und die in manchen Fällen vorhandene Beteiligung des dritten Segmentes zeigt die Richtung des Ausfalles an. Die beiden ersten Myotomsprossen der ursprünglich gleichmässigen Extremitätenleiste bilden aber keine Knospe mehr, lösen sich von ihren Myotomen ab und liefern allein ventrale Halsmuskulatur — und mit dieser ist also die Zungenmuskulatur in Verbindung getreten.

Die ventralen Spinalnervenäste sind jetzt weit in die Extremitätenanlage verfolgbar. Schon van Bemmelen hatte gesehen, dass neben jeder der acht Myotomknospen (meine Myotomsprossen) ein Nervenstrang in die Extremität verlaufe, und dass dieselben durch eine longitudinale Kommissur lateral des Sympatikus zusammenhängen. Ferner, dass die drei vorderen dieser Nerven dünner sind und sich später in die seitliche Halsgegend verbreiten, während nur die hinteren fünf in die Extremität einwachsen. Das genauere Verhalten derselben ist das in Textfigur 4 abgebildete. Diese Figur ist ein auf Millimeterpapier gezeichnetes Linearprojektionsschema des Nervenverlaufes und wir sehen hieraus, dass die ventralen Äste von den Ganglien zunächst abwärts gegen das untere Ende der betreffenden Myotome laufen. Von hier aus wenden sich die zwei vordersten stark nach rückwärts und enden in jener Muskelschichte, die das Produkt der zwei vorderen Sprossen ist. Der folgende

dritte läuft längs und medial des noch erhaltenen Sprosses des dritten Myotoms gleichfalls nach hinten und versorgt das kaudale Ende des erwähnten Muskelstratums. Kurz vor seinem Eintritt in dasselbe giebt er einen sehr feinen Zweig kaudalwärts ab, der sich dem folgenden ersten eigentlichen Extremitätennerven anschliesst. Dieser selbst zieht längs seines zuge-

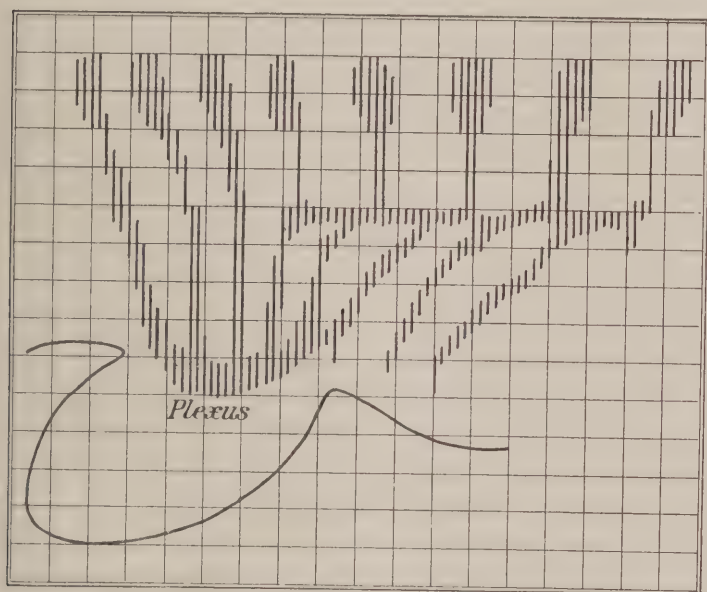


Fig. 4.

hörigen Urwirbelsprosses herab und teilt sich, in der Höhe der Extremitätbasis angekommen, in zwei Äste, von denen der eine auf der medialen Seite des Sprosses bleibt und weiter abwärts läuft zur Versorgung der ventralen Rumpfmuskulatur, während der andere stärkere von vorne um den Urwirbelspross herum nach aussen in die Extremitätbasis zieht. Das gleiche thun die übrigen vier und alle treten nun in der Extremitätenbasis zur Bildung des primitiven Plexus zusammen. Von diesen fünf Nerven des Plexus sind die drei kaudalen stärker und an diesen



lässt sich noch weiter erkennen, dass jeder unmittelbar nach seiner Verbindung mit den nächstliegenden sich gabelt und einen Zweig in die dorsale und ventrale Muskelschichte eintreten lässt. (Figur 23, dn und vn). Da ich nun auch kranial dieser drei Nerven noch einen deutlichen dorsalen und ventralen Ast die Muskulatur erreichen sah, dessen Zugehörigkeit entweder zu dem ersten oder zweiten Extremitätennerven ich aber nicht erweisen konnte, so wird wohl die Angabe Patersons, dass beim Hühnchen sich alle Extremitätennerven zunächst in einen dorsalen und ventralen Ast spalten, auch für *Lacerta* zutreffen. Für unvereinbar mit den Beobachtungen bei *Lacerta* aber halte ich die Mitteilung des gleichen Autors, dass jeder Nerv der Extremität, sobald er die Basis derselben erreicht hat, in eine Summe von Ästen zerfällt, welche divergierend sich in dem formativen Blastem ausbreiten, und dass aus der Vereinigung dieser Äste untereinander erst später der einheitliche dorsale und ventrale Ast hervorgeht. Nerv und Muskel halten also die gleichen Entwicklungsbahnen ein, und was ich in dieser Hinsicht für die Selachier aussprechen konnte, gilt in gleicher Weise für die Reptilien; mit dem einzigen Unterschiede vielleicht, dass bei den Selachiern die Nerven in der Entwicklung der Muskulatur stets voraus eilen und so die kommenden Vorgänge an denselben anzeigen, während das bei den Reptilien eher umgekehrt zu sein scheint. Doch glaube ich, wird diese Differenz zum Teil auf Kosten der mangelhaften Untersuchungsmethoden zu setzen sein.

Die Beteiligung des dritten Nerven an der Plexusbildung scheint nur ausnahmsweise vorzukommen, wenigstens vermisste ich eine solche bei einer anderen Serie durch einen gut konservierten Embryo dieses Alters, bei dem die Nerven sehr deutlich zu verfolgen waren. Die longitudinale Kommissur van Bemmels betrifft bloss die ersten sechs Nerven, die letzten zwei zeigen dieselbe nicht. (s. Fig. 21 und Textfigur 4).



Auf Querschnitten durch die Extremitätenbasis ist in diesem Stadium auch die erste Skelettanlage sichtbar, als mesodermale Zellverdichtung in dem Raum zwischen dorsaler und ventraler Muskelschichte und dem Plexus. Dieselbe beginnt mit dem Eintritt des zweiten Extremitätennerven in den Plexus und erstreckt sich längs der Basis nach hinten bis zu der Gabel des letzten Nerven. Dabei entfernt sich das kaudale Ende der Skelettanlage etwas von der seitlichen Rumpfwand; wie auch die Plexusbildung der letzten Nerven im Vergleich zu den vorderen an etwas mehr lateral gelegenen Stellen derselben erfolgt. Die Abbildung Figur 23 stellt den Schnitt durch die Teilungsstelle des dritten Spinalnerven dar.

Der voll getroffene Somit ist der zehnte nach dem Gehörbläschen. Die Muskelplatte desselben hat in Chordahöhe eine beträchtliche Dicke erreicht. Dorsal reicht dieselbe jetzt fast bis an die Umschlagskante. Die letzten hier gelegenen Zellen zeigen aber noch nicht den Differenzierungsgrad der übrigen. Die äussere Lamelle ist nur mehr in ihrem obersten Abschnitt noch zu erkennen, besitzt aber auch hier keine scharfe äussere Umrandung, da ihre Auflösung schon begonnen hat.

Der unter dem Nerven (n) sichtbare Urwirbelspross (v s p 11) welcher dem elften Somiten angehört, besteht wieder deutlich aus einer mehrzeiligen äusseren und einer einschichtigen inneren Lamelle, die an der ventralen Kante in einander übergehen.

Zwischen Urwirbelspross und Urwirbel zieht der dritte Extremitätennerv nach aussen und teilt sich in einen dorsalen und ventralen Ast (dn und vn) für die betreffende Muskelschichte, dm und vm).

Diese liegen jetzt der dorsalen resp. ventralen Wand der Extremität dicht an und lassen den ventralen Raum der zapfenförmigen Anlage frei. Sie nehmen also auf dem Querschnitt dieselbe Lage ein, wie die aus der Primärknospe hervorgegangenen

sekundären der Selachierflosse, welche hierauf in die Muskelstränge auswachsen.

Zwischen beiden Muskelschichten und medial von der Nervengabel umfasst, sieht man die Skelettanlage quer durchschnitten (sce). Von derselben umschlossen die Arteria brachialis (A). Dieselbe zieht mit der Skelettanlage in das Innere des Extremitätenzapfens und hierauf axial gegen den Scheitel desselben, wo sie mit mehreren kleinen Zweigen endet.

Das Venensystem der Extremität besteht in diesem Stadium schon aus einer vorderen und hinteren Randvene, wie sie Hochstetter (91) für ein etwas älteres Stadium geschildert hat. Beide münden in die jetzt deutliche Seitenrumpfvene ein, und die ulnare zeigt dabei gleichzeitig eine Verbindung mit der Vena umbilicalis. — Das Ektoderm, das den Extremitätenzapfen überzieht, ist stets viel höher als am Rumpf und bildet am Scheitel derselben jetzt eine wirkliche Falte. Dieselbe ist erst auf weiter kaudal gelegenen Schnitten als der abgebildeten zu sehen.

### Embryo mit 59 oder 60 Urvirbel.

Bei dieser nur wenig älteren Serie ist die Anlage des Extremitätenskelettes besser differenziert und auch die beiden Muskelschichten sind deutlich von dem sie umgebenden Bindegewebe abgrenzbar. Die Figur 24 stellt einen Schnitt durch die Mitte der Extremitätenbasis dar, welcher die Eintrittsstelle des dritten Extremitätennerven in den Plexus trifft. Die Abbildung ist durch die Beschreibung der Figur 23 des letzten Stadiums erklärt und ich brauche bloss darauf aufmerksam zu machen, dass der ventrale Urvirbelspross die epitheliale Anordnung seiner Zellen verloren hat und die Elemente seiner persistierenden medialen Wand sich als dunkler Streif parallel der Somatopleura erhalten (v s p). Verfolgen wir die Serie durch,

dann finden wir die Skelettanlage in ihrer Form gegen das letzte Stadium dahin geändert, dass dieselbe eine Konzentration gegen das Centrum der freien Extremität zeigt, d. h. dass die ursprünglich gleichmässige basale Schichte nicht in ihrer ganzen Breite in die Extremität einwächst, sondern das Wachstum mehr von einer mittleren Partie in der Richtung der abgehenden Extremitätenachse erfolgt.

Die vorhandene Skelettanlage (Prochondralgewebe kann man es noch nicht nennen) ist jener Abschnitt der späteren Form, welcher in dem glenoidalen Teil des Schultergürtels, (der Skapula und des Coracoids) sowie in dem angrenzenden Humerusabschnitt gegeben ist. Die erste Anlage dieser genannten Teile ist also eine gemeinsame und das Gelenk wie bei Selachiern eine spätere, sekundäre Bildung. Auf diesen wichtigen Vorgang hat schon Wiedersheim (92) aufmerksam gemacht und ihn in einer Abbildung zur Darstellung gebracht.

Von einer sonstigen Anlage der dorsalen und ventralen Gürtelhälfte ist aber in diesem Stadium nichts zu sehen.

Von den Nerven der Extremität ist zu sagen, dass dieselben jetzt durch ein wirkliches plexiformes Gewebe zusammenhängen und dass es nicht mehr statthaft ist, die davon abgehenden Zweige von einem bestimmten Spinalnerven abzuleiten.

Die Angabe Patersons (88) jedoch, dass die aus der Gabelung der einzelnen Plexuswurzeln hervorgegangenen metameren dorsalen und ventralen Äste sich zu einem einzigen dorsalen und ventralen Nervenband vereinigen, kann ich für Reptilien nicht bestätigen, denn es gehen eine grosse Zahl dorsale und ventrale Äste aus dem Plexus ab, die jedoch in keiner Weise eine metamere Anordnung mehr zeigen.

Eine neue Bildung beobachtete ich in diesem Stadium an den drei vor der Extremitätenanlage gelegenen Muskelplatten, welche in der Reihe als das sechste, siebente und achte nach dem Gehörbläschen zu bezeichnen sind. Die Einknickung derselben an

der Stelle ihres grössten Querschnittes ist an Figur 25 schon deutlich ausgeprägt und von der Knickungsstelle ziehen die ventralen Enden nach unten und aussen gegen eine Längslinie des Ektoderm, die in der kranialen Verlängerung der dorsalen Grenze der Extremität liegt, ohne aber das äussere Keimblatt selbst zu erreichen. Von den ventralen Enden der genannten drei Muskelplatten geht nun je ein Zellstrang (l v) in gleicher Richtung bis nahe an das Ektoderm heran und hier sind dieselben zu einer Längsschichte vereinigt. Von jedem zugehörigen Spinalnerv, also dem zweiten, dritten und vierten tritt in der Höhe der longitudinalen Kommissur ein kurzer Ast in diese Muskelanlage ein. Einmal auf diese Bildung aufmerksam geworden, fand ich den ersten Beginn derselben schon in dem vorigen Stadium und hier die drei Stränge noch völlig getrennt; jeder ist versorgt von einem sehr kurzen Spinalnervenast. Die Art der Entstehung dieser Muskelschichte ist nicht als epithele Sprossbildung anzusehen, sondern vielmehr als Ansammlung frei gewordener Zellen aus den Muskelplatten.

Das Verhalten der Nerven in diesem Stadium ist folgendes. Der Hypoglossus setzt sich zusammen aus vier Occipitalwurzeln und einem Ast des ersten Cervicalnerven, wie van Bemmelen und C. K. Hoffmann dies angegeben haben. Die kranialste Wurzel ist in diesem Stadium noch deutlich vorhanden. Ein Ast des zweiten Cervicalis zum Hypoglossus ist in keinem Stadium bisher vorhanden. Auf seinem bogenförmigen Verlauf zur Zungenbasis giebt der Hypoglossus den Ramus descendens ab, welcher in diesem Stadium zum ersten Mal sichtbar und sehr kurz ist. Er geht dicht unterhalb der Vena jugularis ab und zieht rein ventral in jenen Muskelstrang, Figur 25 (st), welcher als sekundäres Produkt der vorderen fünf Myotome anzusehen ist und die Verbindung mit jenem Teil der ventralen Halsmuskulatur herstellt, welcher aus den folgenden drei Myotomen seinen Ursprung nimmt.



Über die weiteren Schicksale des Zungenmuskelstranges habe ich folgendes beobachtet: Bei einem Embryo von 60 Urwirbeln erreichte derselbe an der Grenze zwischen zweitem und drittem Kiemenbogen, zu beiden Seiten der Medianlinie und dicht vor der Thyreoideaanlage den Pharynxboden, wie van Bemmelen richtig angiebt. Von hier aus zieht er nach vorn und oben durch den Bereich des zweiten Kiemenbogens in den ersten, um hier mit einer kolbigen Anschwellung zu enden (Fig. 5). Seitlich davon sieht man als eine

kontinuierliche aber dünne Schicht die ventralen Abschnitte der Muskulatur des ersten und zweiten Kiemenbogens, welche die Mittellinie aber nicht erreichen. Zwischen beiden ist die erste Anlage des Unterkiefers als Zellverdichtung zu sehen. In einem älteren Stadium, in welchem die erste prochondrale Anlage des Unterkiefers und Zungenbeines auftritt, ist der Muskelstrang weiter gewachsen

und zeigt an seinem vorderen Ende eine fächerförmige Umordnung seiner Fasern nach vorn und abwärts gegen die Unterkieferanlage (Fig. 6). Zugleich

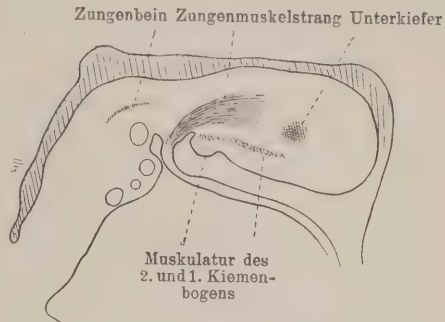


Fig. 5.

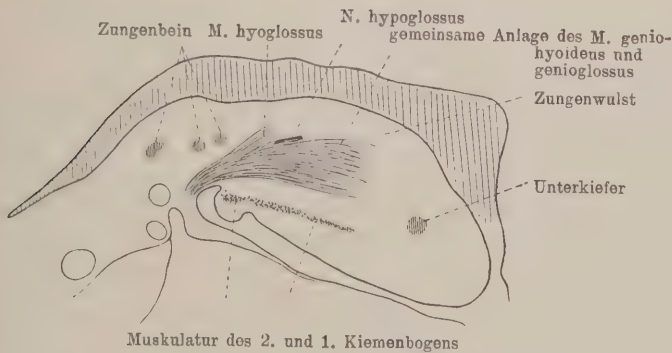


Fig. 6.

sondert sich von dem Muskelstrange an seiner Eintrittsstelle in den Pharynxboden, in der Ebene des zweiten Kiemenbogens, ein kurzes aber dickes Bündel, das nach oben und vorn gegen das Pharynxepithel zieht. Zwischen beiden



liegt der Nervus hypoglossus. Von dem verdickten vorderen Abschnitt der ventralen Pharynxwand ist der obere in den Mundrachenraum vorspringende Wulst als erste Zungenanlage aufzufassen. Er gehört zum grössten Teil, wenn nicht ganz dem ersten Kiemenbogen an uns begrenzt sich bald durch eine einspringende epitheliale Falte von der Unterkieferanlage. — In einem noch etwas älteren Stadium, wenn die Unterkiefer — und Zungenbeinanlage knorpelig geworden ist, ist die Differenzierung der Zungenmuskulatur vollendet. Es geschieht dies zunächst durch eine seitliche Anlagerung und Verbindung des Stranges mit dem Zungenbein, an der Grenze des ersten und zweiten Kiemenbogens. Dadurch wird der Strang in zwei Abschnitte geschieden, einen

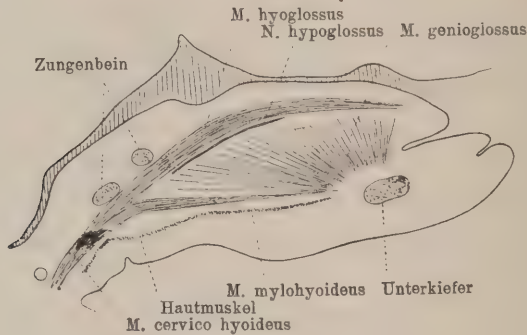


Fig. 7.

centralen, welcher die Cervicalgegend mit dem Zungenbein verbindet und wohl den *M. cervico hyoideus* des ausgewachsenen Tieres darstellt, und in einen peripheren, welcher von dem Zungenbein entspringt (Fig. 7). Es ist dies der *M. hyoglossus*, der aus dem erwähnten oberen kurzen Strang durch Auswachsen bis in die Zungenspitze entstanden ist und den *M. geniohyoideus*, der aus den untersten Bündeln der fächerförmigen ersten Anlage entstanden, als selbständiger Muskel die Verbindung zwischen Zungenbein und Unterkiefer herstellt. Der übrige zwischen diesen beiden Muskeln gelegene Teil des primären Muskelstranges ordnet seine Fasern konvergent gegen das vordere Ende der Unterkieferanlage, wo er bald darauf dauernden Ansatz gewinnt und so zum *M. genioglossus* wird. — Die beiderseitige Muskulatur des ersten und zweiten Kiemenbogens hat sich in der Medianlinie vereinigt und bildet eine zusammenhängende Schichte unter dem *M. geniohyoideus*. Der vordere Teil derselben, welcher dem ersten Kiemenbogen angehört, ist die Anlage des *M. mylohyoideus*, der hintere zum Zungenbeinbogen gehörige Abschnitt ist die Anlage des Hautmuskels. —

Ausser dem ersten besitzen alle folgenden Spinalnerven ein Ganglion. Der ventrale Ast des zweiten, dritten und

vierten giebt einen kurzen Ast nach aussen in die erwähnte Muskelanlage, die später als *Levator scapulae* oder *Collo scapularis superficialis* (Fürbringer) zu bezeichnen ist und zieht hierauf ventral in die zugehörige Muskulatur. Namentlich der *Ramus ventralis* des zweiten ist ungemein dünn und auf Querschnitten schwer verfolgbar. Der frühere Zusammenhang der ventralen Längsmuskelschichte mit der achten Muskelplatte durch den erhaltenen Spross derselben ist nun gleichfalls gelöst. Die folgenden ventralen Verlängerungen der Muskelplatten im Bereiche der Extremitätenanlage sind aber noch in voller Ausdehnung vorhanden und die zu der neunten bis dreizehnten Muskelplatte gehörigen Spinalnerven (fünfte bis neunte) bilden mit einem Ast ihres *Ramus ventralis* den *Plexus brachialis*, welcher Zweig bei den vier kaudalen der Hauptzweig ist, während bei dem ersten der *Plexusast* an Stärke sehr gegen den Zweig für die ventrale Muskulatur zurücksteht. Übereinstimmend hiemit scheint auch der Anteil, den die neunte Muskelplatte an der Bildung der Extremitätenmuskulatur nimmt, den folgenden nachzustehen.

### Embryo mit etwa 70 Urwirbel.

Bei diesem Embryo hatte ich leider versäumt, die vorhandenen Urwirbel zu zählen. Ich will versuchen, ihn zu charakterisieren.

An der Gehörblase ist die Anlage der beiden vertikalen Bogengänge als weite taschenförmige Ausstülpung der lateralen Wand zu sehen und durch eine weit einspringende Falte hiervon getrennt die erste Anlage des horizontalen Bogenganges. Der *Ductus cochlearis* bildet eine kurze, weite Ausstülpung um das Ganglion des *Acusticus*. Eine deutliche Scheidung der Anlage des häutigen Labyrinthes in den späteren *Sacculus* und *Utriculus* ist noch nicht gegeben.

Am Auge finden wir die erste Anlage des Ciliarkörpers und

der Iris als verdünnte vordere Partie des sekundären Augenbechers, der Linsenzone Minots. Die Arteria centralis retinae ist vorhanden und zieht, wie bekannt, von ihrer Eintrittsstelle nicht zur Linse, sondern unter ihr vorbei. Die Gefäßshaut ist in dünner Schichte vorhanden. Die Optici sind solid geworden und ihre Nervenfasern kreuzen sich im Chiasma. Um die Optikuseintrittsstelle ist die erste Differenzierung der Retinalschichten zu sehen.

Als weiteres Merkmal will ich anführen, dass der bisher hohle Ösophagus bis auf einen ganz feinen centralen Kanal solid geworden ist und um ihn herum sich ein deutlicher Ringmuskel findet.

Die vordersten Wirbelanlagen im Stadium des primitiven Wirbelbogens zeigen die erste Bildung der dorsalen und ventralen Spangen.

Der Fortschritt in der Extremitätenbildung trifft vor allem die Muskulatur und das Skelett. Die erstere beginnt von der Extremitätenbasis längs des Ektoderms dorsal und ventral in die Rumpfwand einzuwachsen, während sie gleichzeitig gegen den Scheitel der freien Extremität vordringt. Die Anlage des Humerus und der Skapula bilden aber noch eine völlig einheitliche Masse, und die letztere hat sich nach oben und unten etwas gegen die Rumpfwand verbreitert zur Bildung ihres ventralen und dorsalen Stückes. Die erste Anlage des Coracoids umschliesst dabei schon den als Nervus supracoracoideus zu bezeichnenden ersten ventralen Plexusast.

Es ist aber sowohl bei der Muskulatur wie am Skelett das ventrale Wachstum dem dorsalen etwas voraus.

Gehen wir die Schnitte durch die Extremitätenbasis durch, so begegnet uns zunächst vor der Eintrittsstelle des sechsten Spinalnervenastes in den Plexus die Zellverdichtung der Schultergürtelanlage, welche hier als Skapularanlage zu bezeichnen ist.

Kurz vor derselben endet die Anlage des Levator scapulae, welcher von seinem Entstehungsort kaudal sich verlängert hat. Auf den folgenden Schnitten verbreitert sich die Skelettanlage nach aussen und unten, es fällt die Gegend des späteren Gelenkes an ihrer vorderen Cirkumferenz in den Schnitt, Fig. 26 (skl). Zugleich erscheint der erste dorsale (dn) und ventrale Ast (vn) aus dem Plexus, der Nervus dorsalis scapulae und Nervus supracoracoideus. Dieselben ziehen über resp. durch die Gürtelanlage (ske) zu der dorsalen (dm) resp. ventralen Muskelschichte (vm). Dabei ist zu bemerken, dass die beiden Muskelschichten von ihrer früheren rein dorsalen und ventralen Lage sich nicht in dieser Richtung ausdehnen. Es wendet sich vielmehr die dorsale nach vorn und abwärts, so dass dieselbe jetzt auch die vordere Seite der Gelenkgegend einnimmt und zugleich auf die Aussenseite der freien Extremität zu liegen kommt, während die ventrale Schichte sich mehr nach hinten und unten verbreitert.

Die Folge ist, dass auf dem vorliegenden Schnitt, Fig. 26, durch die Gegend des späteren Gelenkes nur die dorsale Muskelschichte (dm) zu sehen ist, während die ventrale erst weiter kaudal erscheint. Auf den nächsten Schnitten folgt noch ein zweiter und dritter dorsaler Nervenast aus der gleichen Wurzel wie der vorhergehende, und endlich ein stärkerer aus der nächsten Ansa. Von diesem geht ein feiner Ast (nal) zu dem ersten im Bereiche der freien Extremität selbständig gewordenen Muskelindividuum, welches auf der Aussenseite derselben liegt und die Anlage des Anconäus lateralis darstellt, Fig. 27, (al). Derselbe hat noch keine Beziehung zum Skelett, sondern geht direkt aus der dorsalen Muskelschichte (dm) hervor und verschwindet gegen das kaudale Humerusende im umgebenden Gewebe. Der abgebildete Schnitt liegt dicht hinter der Gürtelanlage und trifft den späteren Humerushals. Die ventrale Muskulatur und ihre Lage ist nun gleichfalls zu sehen (vm). Einen Einblick in das Verhalten derselben giebt die nächste Figur 28, welche einen



Schnitt durch das kaudale Ende der Extremitätenbasis darstellt. Es ist dementsprechend schon ein weiter peripher gelegenes Stück des Humerus quer durchschnitten zu sehen (ske). Die Verlängerung der ventralen Muskelschichte (vm) gegen die Rumpfwand ist die Pectoralisanlage (pec) und der in sie eintretende Nerv der Nervus pectoralis (Fürbringer 76). Vor seiner Abgangsstelle aus dem Plexus finden sich noch mehrere ventrale Äste. Von der dorsalen Muskelschichte ist auf diesem Schnitt die laterale Anconäusanlage (al) und dorsal davon die dorsale Anlage des gleichen Muskels (ad) zu sehen, beide begleitet von dem sie innervierenden Nerv.

Die auf dem Schnitt sichtbaren drei grösseren Gefässelamina sind die beiden Randvenen (rrv und urv) und die Arteria brachialis (A), welche dem Humerus an seiner medialen Fläche dicht anliegt. Die beiden Randvenen münden jetzt in die Seitenrumpfvene (Hochstetter 93). Die sich anschliessenden kaudalen Schnitte durch die freie Extremität geben zunächst das in Fig. 29 dargestellte Bild. Central liegt das Vorknorpelgewebe der Humerusanlage (ske), nach aussen und oben die Anlage der Streckmuskulatur (ad und al), ventromedial die Anlage der Beugemuskulatur (vm) als einfache Muskelschichte, welche noch keinen Zerfall in einzelne Abschnitte erkennen lässt. Zwischen ihr und dem Humerus ist der zugehörige Nervenkomplex (vn) sichtbar. Die ulnare Randvene (urv) liegt dorsal, die radiale (rrv) ventral. Die Arterie (A) nimmt ihre Lage zwischen den Beugenerven (vn) und der Skelettanlage (ske) und ist hier von derselben umschlossen. Der Schnitt trifft den Humerus nahe seinem distalen Ende, aber noch vor der Verbreiterung derselben zur Bildung der beiden Kondylen. Diese Verbreiterung ist auf den folgenden Schnitten zu erkennen und dieselbe geht direkt in die erste Anlage der beiden Vorderarmknochen über Fig. 30. Der Querschnitt des Skelettes gewinnt hierdurch Hantelform. Die Lage und Form der übrigen Teile hat sich nicht wesent-



lich verändert und ist aus der Figur leicht verständlich. Die dorsale Muskulatur (dm) ist hier gleichfalls nur mehr eine einfache Lage.

Die folgenden Schnitte führen in den Bereich des späteren Vorderarmes. Die Skelettanlage ist hier kaum Vorknorpel zu nennen, aber als verdichtete Gewebssäule doch deutlich erkennbar. Die Anlage der beiden Vorderarmknochen ist auch bei Reptilien eine gemeinsame, wie Strasser und Götte dies zuerst für Amphibien nachgewiesen haben, und ist auf Fig. 31 abgebildet. Trotzdem erweckt auf dem Schnitt diese erste Anlage des Vorderarmskelettes schon den Gedanken an ihre spätere Trennung dadurch, dass die Arterie (A) hier mitten in dem skeletogenen Gewebe (ske) liegt und so die dorsale Hälfte (Ulna) von der ventralen (Radius) zu trennen scheint. Wenige Schnitte kaudal geht von der axialen Arterie <sup>1)</sup> ein feiner Zweig nach aussen ab, begleitet von einem feinen Nervenast, der längs der Aussenseite der Skelettanlage und von derselben umschlossen verläuft. Die axiale Arterie tritt hingegen schon auf dem dritt nächsten Schnitt in ihre frühere Lage zurück und löst sich dann in mehrere kleine Äste auf. Die Skelettanlage bleibt noch auf ein paar Schnitte sichtbar als einheitliche centrale Schichte, von welcher der in Fig. 32 abgebildete Endabschnitt als erste Anlage der Karpalplatte zu bezeichnen ist.

Von der ersten dem Rumpfe längs angeschlossenen niederen Leiste vergrößert sich die Extremität zunächst nach aussen, aber bald schlägt ihr Wachstum kaudale Richtung ein, welche zugleich von einer dorsalen Erhebung begleitet ist. Trotzdem bleibt noch kurze Zeit der vordere, radiale und der hintere ulnare Rand in einer Horizontalebene, welche mit der Längsachse des

---

<sup>1)</sup> Hochstetter hat dieselbe zuerst beschrieben. Dieselbe ist als primitive Vorderarmarterie anzusehen und entspricht der Arteria interossea des erwachsenen Tieres. (Zuckerkandl.)

Körpers zusammenfällt. Im Stadium mit 48 Somiten beginnt aber eine Drehung der Extremität um ihre Längsachse, welche allmählich zur Folge hat, dass der radiale Rand nach abwärts, der ulnare dorsal zu liegen kommt. Die Folge davon ist, dass die dorsale Muskelschichte sich nun mehr nach vorn, die ventrale Schichte mehr nach hinten in die Rumpfwand einwächst. Dadurch findet der Ansatz dorsaler Muskulatur an ventralen Skelettteilen, welche ihr in den Weg fallen (*Musculus dorsalis scapulae* — Fürbringer, *Deltoides* — Rüdinger) seine Erklärung und ich glaube nicht, dass die Auslegung Fürbringers nötig ist, der dieses Verhalten als Ursprungsaberration bezeichnet. Das gleiche ist wahrscheinlich auch bei der Bildung des *Cucularis* der Fall.

Hier möchte ich noch aufmerksam machen, dass bei jüngeren Stadien die Lage der Randvenen (die bei Amphibien auch vorhanden sind) den besten Anhaltspunkt für die Orientierung der Stellung der Extremität zum Rumpfe giebt.

Mit der Beschreibung dieses Stadiums haben wir eigentlich die Entwicklung des *Cheiropterygiums* an einem speziellen Fall, der vorderen Extremität von *Lacerta* im wesentlichen kennen gelernt, denn die sich nun anreihenden sekundären Vorgänge, welche vor allem in der weiteren Gliederung des Skelettes und in dem Zerfall der Muskulatur in ihre einzelnen Individuen besteht, sind für die Beantwortung phylogenetischer Fragen von untergeordneter Bedeutung. Trotzdem möchte ich aus der Untersuchung eines älteren

### Embryo mit 82 Urwirbeln

einige Befunde mitteilen, die von allgemeinerem Interesse sind. Sie betreffen hauptsächlich das Skelett und die Stellung der Extremität am Rumpfe.

An dem Skelett ist nun der erst entstehende glenoidale

Teil der Skapula und des Humerus knorplig geworden. Dieselben bleiben aber durch eine Schichte Vorknorpelgewebe von einander getrennt, durch deren Resorption später das Schultergelenk entsteht. Wie bei Selachiern beschränkt sich die erste gemeinsame Anlage also bloss auf das Prochondralstadium. Die in ihrer centralen Hälfte gleichfalls verknorpelten Skelettelemente des Vorderarmes sind von dem Humerus durch eine gleiche Vorknorpelschichte getrennt wie der Schultergürtel, und dieselbe ist hier die Bedingung für das spätere Zustandekommen des Ellbogengelenkes.

Die Anlage von Radius und Ulna gehen peripher kontinuierlich in die prochondrale Karpalplatte über, die durch dunklere Stellen und hellere Streifen eben ihre folgende Gliederung erkennen lässt und von der die Fingerskelettanlagen als verdichtete Gewebsäulen ausgehen. Die Muskulatur hat sich jetzt von der freien Extremität aus weit in die Rumpfwand ausgedehnt und auch hier schon in einzelnen Schichten gesondert, Fig. 33 (dm und vm). Die Stellung der freien Extremität war in dem Stadium mit 50 Somiten eine solche, dass dieselbe gerade gestreckt nach hinten und etwas nach aussen verlief und gegen ihr kaudales Ende zu ein wenig dorsal anstieg. Dabei war die Streckseite nach aussen, die Beugseite nach innen gekehrt, während von den übereinanderliegenden beiden Vorderarmknochen der Radius die ventrale Seite annahm. In einem nur wenig älteren Stadium, Fig. 36, beginnt hierauf die Knickung der Extremität im Ellbogen. Diese Knickung erfolgt in einer Ebene, welche sagittal durch die Längsachse beider Vorderarmknochen zu legen ist und erreicht allmählich den Wert von 90° (Fig. 38 und 39). Es kommen dadurch an dem kaudal gerichtenden Humerusende Radius und Ulna, die bisher übereinanderlagen, voreinander zu liegen und die Volarfläche des Endgliedes schliesst sich der Bauchseite des Embryo an. Diese Stellung nimmt die Extremität in dem vorliegenden Stadium

ein, Fig. 38, und noch ausgesprochener ist dieselbe bei dem etwas älteren Embryo der Fig. 39 zu erkennen. Denkt man sich nun den Humerus horizontal in Abduktionsstellung gebracht und das Endglied auf den Boden gesetzt, so wird die Verbindung zwischen beiden durch die parallel verlaufenden Vorderarmknochen vermittelt, von denen der Radius nach innen, die Ulna nach aussen zu liegt. Diese primitive Pronationsstellung des Vorderarmes ist die dauernde bei den Amphibien und dieselbe schliesst eine Drehbewegung derselben in der Richtung seiner Längsachse aus, gestattet aber eine Bewegung desselben in der Exkursionsbreite seines Kegels mit elliptischer Basis, so dass das Gelenk als freies zu bezeichnen ist, wie Cuenod (93) nachwies. Diese mangelnde Drehbewegung ist die Ursache des schwerfälligen, watschelnden Ganges unserer urodelen Amphibien. Zu einer ausgiebigeren und schnelleren Bewegung konnte es erst dann kommen, als der Humerus durch Ad- und Abduktionsbewegung bei jedem Schritte mithalf. Denken wir uns in der früher geschilderten primitiven Pronationsstellung den Oberarm bei fixirtem Endglied kräftig adduziert, so muss der Rumpf geführt durch den Oberarm in einer Kreislinie nach vorn bewegt werden. Dabei versucht der Oberarm zunächst eine Drehung im Ellbogengelenk allein auszuführen. Dieselbe findet jedoch mehr Widerstand als die Übertragung der Bewegung in der verlängerten Drehachse auf die beiden Vorderarmknochen, und diese beginnen ihre Überkreuzung. Der Radius rückt bei jeder Abduktionsbewegung an seinem oberen Ende nach vorn und aussen, die Ulna nach hinten und innen und erhalten eine neue Lage, während ihre peripheren Enden durch das aufgestützte Endglied in ihrer früheren Stellung erhalten bleiben, worauf Hatscheck 89 zuerst aufmerksam machte. Diese sekundäre Pronationsstellung wird nun bei Reptilien die dauernde und wird ganz allmählich aber schon frühzeitig in der Entwicklung erreicht. Je mehr



nun das Radiusköpfchen nach aussen rückt, um so ausgiebiger wird diese Drehbewegung des Vorderarmes um eine Längsachse und erreicht ihre Vollendung bei den höchst stehenden Wirbeltieren dadurch, dass das vom Boden gelöste Endglied jetzt vielfach selbständig diese Drehung ausführt und es allmählich zu einer Supinationsdrehung von  $180^{\circ}$  bringt.

Sehr richtig sagt Cuenod (88): „Die Ausführung der Bewegung des Radius ist abhängig von der Lage des Köpfchens. Nimmt dasselbe den ganzen vorderen Teil des Gelenkes ein, so ist gar keine Bewegung möglich; liegt es lateralwärts, so treten Bewegungen auf. Bei den Batrachiern, wo keine besondere Bewegung des Radius existiert, liegt die Speiche ventral, die Elle dorsal. Bei der Eidechse, wo die Knochen von einander unabhängig werden, legt sich der Radius auf den Condylus lateralis und die Bewegungen der Pronation und Supination beginnen. Sie vervollkommen sich bei den Säugetieren. Anfangs (Batrachier) scheinen Radius und Ulna gleiche Bedeutung gehabt zu haben, aber wie die Bewegungen sich allmählich spezialisierten, erhielt jeder Knochen seinen bestimmten Wirkungskreis.

Ich habe schon an andrer Stelle (94) versucht, als Resultat dieser jetzt ausführlich geschilderten ontogenetischen Befunde die in allen wesentlichen Punkten übereinstimmende Entwicklung der paarigen Flossen (der Selachier) und des Cheiropterygiums (der Reptilien) darzustellen.

Bei beiden geht der erste Anstoss zu ihrer Entstehung von der Somatopleura aus, welche durch Proliferation ihrer Zellen in einem bestimmten Bezirk den ersten Extremitätenwulst erzeugt. Sowohl bei Selachiern, wie bei Lacerta beginnt diese Bildung mit dem ersten Segment nach dem Hypoglossusgebiet und reicht kaudal über den späteren Extremitätenbezirk hinaus.



Ein wichtiger Befund, der in übereinstimmender Weise auch für Amphibien von Field (94) angegeben wurde und auf eine frühere ausgedehntere Anlage hinweist. Mit der allmählichen Vergrößerung eines bestimmten Abschnittes dieser ersten Leiste verdickt sich das Ektoderm darüber immer mehr und bildet endlich auf der Aussenkante der Anlage eine deutliche Falte, die im Gegensatz zu der Flosse hier nur eine sehr geringe Horizontalausdehnung zeigt. Übereinstimmend im Prinzip ist auch die erste Anlage der Muskulatur von den beteiligten Myotomen aus; denn dass bei *Lacerta* die Muskelknospen von dem Urwirbelspross sich nicht abschnüren und nachher erst teilen wie bei Selachiern, sondern gleich von dem ventralen Ende der Myotomsprossen aus die Ausstossung einer dorsalen und ventralen myogenen Zellmasse erfolgt, ist als abgekürzter Entwicklungsgang ohne wesentliche Bedeutung. Die zugehörigen ventralen Spinalnervenäste zeigen ebenfalls die bei der Flosse vorhandene Teilung in einen dorsalen und ventralen Ast für die betreffende Muskelzellschichte. — Jenen Vorgang aber, der schon frühzeitig in der Genese beider sich bemerkbar macht und dieselbe in charakteristischer und verschiedener Weise beherrscht, nannte ich Konzentration. In dem schon erwähnten Vortrag (94) machte ich darauf aufmerksam, dass bei der Selachierflosse die Derivate der Muskelknospen als einzelne Muskelbündel ihre ursprüngliche Unabhängigkeit auch in der fertigen Form teilweise bewahren und durch die Nerven noch als Abkömmlinge eines bestimmten Segmentes erkannt werden können, während bei der Reptilienextremität durch die abgekürzte Entwicklung und die starke Konzentration jede Metamerie im Bereiche der freien Extremität verwischt wird. Hier haben sowohl die aus dem Plexus tretenden Nerven, wie auch die aus den beiden Muskelzellschichten sich sondernde Streck- und Beugemuskulatur ihren segmentalen Charakter völlig verloren. Aber durch die bei Selachiern aufgefundenen Anastomosen be-

nachbarter Muskelknospen könnte ich den Beginn dieses Verschmelzungsprozesses auch hier schon nachweisen und ich könnte zeigen, dass die Plexusbildung der Reptilienextremität dem gleichen Vorgang ihre Entstehung dankt, wie die Plexus- und Ansaebildung der Flossenerven. Es spielt demnach bei der Entwicklung beider der gleiche Vorgang, aber in verschiedener „Intensität“ eine wesentliche Rolle. Soll aber diesen Thatsachen eine allgemeine Gültigkeit für alle höheren Wirbeltiere zukommen, so muss die metamere Entstehung der Extremitätenmuskulatur auch bei Vertretern der übrigen Klassen zunächst feststehen.

Kollmann (91) sah bei menschlichen Embryonen die Bildung der Extremitätenmuskulatur folgendermassen sich abspielen: „Von den Myotomen aus dringen in die Extremitätenleiste Zellen ein. Es geschieht dies aber nicht in derselben Weise wie bei den Selachiern; im Prinzip nur herrscht Übereinstimmung, in der Form aber Verschiedenheit, es sind keine Knospen, die sich wie dort von den Myotomen ablösen und die als abgeschlossene knopfartige Massen sich einige Zeit beobachten lassen, sondern es wandern Zellen aus in der Weise, dass sich die untere Urwirbelkante allmählich auflockert. Sie und ein grosser Teil der äusseren Lamelle des Myotoms sind nach abwärts gewuchert, haben das Mesenchym der Extremitätenleiste in die Tiefe gedrängt und mit einem Mantel von Zellen umhüllt, der die embryonale Muskulatur der Gliedmasse darstellt. Diese kontinuierliche Schichte der Myotomzellen wird erst von dem axialen Blastem durchbrochen und so in eine dorsale und ventrale Lage geschieden.“

Ich kenne freilich diese Vorgänge aus eigener Untersuchung nicht, doch möchte ich daran erinnern, dass auch bei der Selachierflosse und der Reptilienextremität in diesem Stadium der Muskelbildung eine solche dichtere Zellschichte unter dem Ektoderm sich findet. Ich verweise auf die Figuren Rabls (92) und die meinen (92). Hier ist aber dieser Streifen durchaus

nicht ein Produkt der Myotome, sondern dichter gestelltes Mesoderm der Flosse resp. der Extremitätenleiste und die erste Muskelbildung, sei es als Knospen oder als ausströmendes myogenes Zellmaterial, findet sich stets in der Flossen- resp. Extremitätenbasis, um von hier aus an die dorsale und ventrale Wand zu gelangen. — Ebenso teilt sich ja auch jeder Nerv erst in der Extremitätenbasis in seinen dorsalen und ventralen Ast für die betreffende Muskulatur.

Die Abbildungen, die Kollmann in seiner Arbeit gegeben, schliessen nun, wie ich glaube, eine gleiche Annahme für den menschlichen Embryo nicht völlig aus; denn Kollmann könnte wohl die erste Anlage der Streck- und Beugemuskulatur als von vornherein getrennte Zellschichten an der dorsalen und ventralen Wand wie bei *Lacerta* (Fig. 23 und 24) übersehen haben; umsomehr als die sichere Erkenntnis dieses Vorganges sehr schwierig ist und nur sehr gut konserviertes Material und eine Reihe im Alter kurz aufeinanderfolgender Embryonen dieselbe ermöglicht. Kacstner(92), der sich nach eigenen Untersuchungen an Hühnerembryonen bedingungslos den Angaben Kollmanns anschloss, betont schon die Schwierigkeit, die Ausbreitung der Myotome in der Extremitätenanlage zu erkennen. Leicht nachzuweisen sei nur das Eindringen der Myotome in die Anlage.

Ich kann auch das Verhalten der Nerven in der Extremitätenbasis nicht in Einklang bringen mit einer kontinuierlichen myogenen Zellschichte im Sinne Kollmanns; denn da der Nerv gleichzeitig oder früher sich teilt, als die Bildung der dorsalen und ventralen Muskelschichte erfolgt, so müsste ja der ventrale die Ankunft der myogenen Zellschichte an der unteren Wand der Extremitätenanlage erst erwarten.

Wie dem auch sei, die Abstammung der Extremitätenmuskulatur aus den Myotomen ist auch für den Menschen sicher erwiesen und das ist das Wichtige für die folgenden Überlegungen. Eine gleiche metamere Anlage der Muskulatur er-

wähnt Kollmann auch für den Maulwurf und giebt, wie gesagt, Kaestner für das Hühnchen an.

Vor kurzer Zeit endlich entdeckte H. H. Field (94) die Abstammung der Extremitätenmuskulatur der Amphibien aus den ventralen Fortsätzen etwa dreier Urwirbel.

Wir dürfen folglich sagen, die metamere Entstehung der Gliedmassenmuskulatur der Wirbeltiere ist jetzt eine erwiesene Sache und Schlüsse, die darauf bauen, haben ihre Berechtigung.

Kehren wir nun zu dem begonnenen Vergleich der Flosse und der pentadaktylen Extremität, speziell zu der verschiedenen Konzentration derselben zurück, so erläutert die grosse Bedeutung der letzteren für das Zustandekommen der verschiedenen Formen folgendes Beispiel: Bei verschiedenen Selachiern beteiligen sich eine verschieden grosse Zahl von Segmenten an der Entwicklung der Extremität und dem entsprechend ist die Zahl der Muskelbündel und ihrer Nerven eine verschiedene, aber bestimmte und in dem Bau der fertigen Flosse ist bei der geringen Konzentration die Zahl derselben auch peripher leicht bestimmbar. Nicht so bei der stärker konzentrierten Reptilienextremität. Hier kann die Zahl der beteiligten Segmente gleichfalls wechseln, ohne aber in der Form der freien Extremität irgend Ausdruck zu finden. Die centrale Variation, die in der verschiedenen Zahl der Plexuswurzeln auch später kenntlich bleibt, kann bloss einen Einfluss auf die Masse des Bildungsmateriales für die freie Extremität, aber nicht mehr auf die Form der peripheren Teile gewinnen.

Es geht dies aus der Thatsache hervor, dass ich in mehreren Fällen den Extremitätenplexus bei *Lacerta* aus 6 Wurzeln gebildet fand und bei einem Embryo auch den achten Myotomspross eine deutliche Knospe bilden sah. Es spricht ferner, wenn wir statt des einzelnen Falles die pentadaktyle Extremität im allgemeinen betrachten, dafür die bei nahe stehenden Ver-



treten einer Wirbeltierklasse beobachtete sehr wechselnde Zahl von Plexuswurzeln.

Ein übereinstimmender Vorgang in der weiteren Entwicklung der Muskulatur der Flosse und der pentadaktylen Extremität verdient hier noch der Erwähnung. Bei beiden wächst dieselbe nämlich aus ihrer Lage in der Extremitätenbasis dorsal und ventral in die Rumpfwand ein und zerfällt durch den Ansatz am Skelett in mehrere Abschnitte.

Schwieriger durchführbar ist der Vergleich des Skelettes. Bei beiden finden wir allerdings die erste Anlage desselben als eine Zellverdichtung in der Extremitätenbasis zwischen der dorsalen und ventralen Muskelanlage, welche in die Rumpfwand sich fortsetzt, doch ist die weitere Entwicklung sehr verschieden. Denn während bei der Selachierflosse gleich darauf von dieser ersten basalen Platte (primäres Basale) die einzelnen Strahlen zwischen die Muskelbündel auswachsen, setzt sich bei dem Cheiropterygium die erste Skelettanlage kontinuierlich in die freie Extremität fort und zeigt erst viel später eine Längsgliederung in die beiden allgemein bekannten Abschnitte und an ihrem peripheren Ende die Bildung der Zehen.

Von der ersten Skelettanlage der Flosse, dem primären Basale, nehmen wir nun an, dass es das Produkt jener Strahlen sei, welche bald darauf von ihm ausgehen, und welche also in der Entwicklung zunächst basal verschmolzen in Erscheinung treten. Da die Flossenstrahlen aber zwischen die metamere angeordneten Muskelbündel auswachsen, so zeigen sie die gleiche Metamerie wie diese, und ihr basales Verschmelzungsprodukt muss daher gleichfalls aus einzelnen segmentalen Stücken sich aufbauen.

Dass diese metamere Anlage des primären Basale in der Ontogenie nicht mehr in Erscheinung tritt, darf uns nicht Wunder nehmen, denn wie ich schon in meiner ersten Arbeit zu zeigen vermochte, ist zu der Zeit der ersten Skelettbildung



die Konzentration der Flossenbasis mit ihrer vereinigenden Tendenz so vorgeschritten, dass selbst Organe epithelialer Natur ihr nicht Widerstand zu leisten vermögen, wie dies die Anastomosen benachbarter Knospen beweisen.

Die Gründe für die Annahme einer segmentalen Struktur des Basale liegen in der vergleichenden Anatomie der paarigen und unpaaren Flossen, in der Ontogenie der letzteren, ferner in den neuen palaeontologischen Entdeckungen (Selachier) und endlich in der Beobachtung, dass die Muskulatur und das Skelett bei der ersten Extremitätenanlage gleichen Wachstumsbedingungen unterworfen sind, welchen sie sich in der gleichen Weise fügen<sup>1)</sup>.

Nach dieser Voraussetzung ist dann die Frage zu entscheiden, ob wir für das primäre Basale des Cheiropterygiums, d. h. für die erste sichtbare Skelettanlage desselben gleichfalls eine solche Polymerie annehmen dürfen. Die Antwort muss, bei Berücksichtigung der in allen wesentlichen Punkten völlig übereinstimmenden ersten Entwicklung der Flosse und pentadaktylen Extremität entschieden bejahend lauten — freilich mit dem Zusatz, dass bei der stärkeren Konzentration der Extremität zur Zeit der Skelettbildung an eine erste Anlage aus getrennten Strahlen noch viel weniger zu denken ist als bei der Flosse.

In dem schon erwähnten Vortrag (94) führte ich diesen Gedanken aus und sagte: „Wir müssen aber an eine andere Möglichkeit denken. Bei Selachiern sind die Strahlen auch gleich bei ihrem Erscheinen an ihren medialen Enden zu dem Basale verschmolzen und werden erst lateral als solche frei. Das gleiche könnte bei dem Cheiropterygium, aber infolge der stärkeren Konzentration noch weiter peripher der Fall sein und es wären dann entweder die beiden Vorderarm- resp. Unterschenkel-

---

<sup>1)</sup> Auch die vergleichende Anatomie hat zu der Annahme einer genetischen Korrelation zwischen Muskel- und Skelettsystem geführt. (Paterson, Eisler, Bolck.)

knochen, oder aber die Zehen als solche Strahlen anzusprechen. Verfolgen wir diesen Gedanken und versuchen wir per exclusionem zu einem Schluss zu kommen, so könnten wir mit folgenden vier Möglichkeiten beispielsweise rechnen:

1. Könnten wir annehmen, dass bei den höheren Wirbeltieren nur mehr ein einziger Strahl die Bildung des ganzen Skelettes besorgt und daher den beiden Strahlen eines Segmentes der primitiven Flosse äquivalent zu setzen wäre. Die Möglichkeit eines solchen Strahlenausfalles müssen wir auf Grund von Beobachtungen an Selachiern zugeben. Hier wäre also die gesamte Gliederung ein sekundärer Vorgang, der mit der Segmentation nichts zu schaffen hat.

2. Könnten zwei Strahlen das Skelettmaterial liefern und zunächst basal durch die Konzentration verschmelzen, peripher aber als Vorderarm- resp. Unterschenkelknochen frei werden. Die Zehen wären hier entweder alle ein sekundärer Erwerb oder zwei könnten die Endglieder der primären Strahlen sein.

3. Die dritte Möglichkeit ist die, dass fünf Strahlen zur Skelettbildung zusammentreten, die auf eine weite Strecke verschmelzen und erst als Zehen getrennt sichtbar werden.

4. Nach der vierten Annahme endlich kann eine beliebige Zahl von Strahlen das Skelett produzieren, welche stets durch die Konzentration zu einer unsegmentierten Masse vereinigt, durch sekundäre Gliederung die spätere Form erzeugen.

Discutieren wir nun diese vier Fälle, so lässt sich gegen die Allgemeingültigkeit der ersten Annahme die Thatsache geltend machen, dass sich bei *Lacerta* die erste Skelettanlage über fast zwei Somiten erstreckt und in derselben, bei der starken Konzentration doch eher mehr als weniger segmentale Stücke zu vermuten sind.

Gegen die zweite spricht die erste gemeinsame Anlage der beiden Vorderarmknochen, sowie das phylogenetische Verhalten der Nerven und Muskulatur.

Die dritte, auf den ersten Blick wohl die bestechendste, dürfen wir bei objektiver Überlegung zur Zeit doch nicht annehmen, weil an dem Aufbau der Extremität häufig eben weniger als fünf Segmente sich beteiligen. (So bilden die Muskulatur der vorderen Extremität von Triton höchstens drei, vielleicht aber bloss zwei Urwirbel.)

So bleibt uns nur die vierte Möglichkeit über, gegen die wir wohl mancherlei theoretische Bedenken, aber keine That-sachen einwenden können, und welche wir daher zunächst als die wahrscheinlichste annehmen wollen. Dieselbe schliesst natürlich gegebenen Falles die erste Annahme in sich ein.

Danach ist also die Zahl der die Extremität bildenden Segmente ganz ohne Einfluss auf die Form des Skelettes derselben.“ Wir sind also in Bezug auf das Skelett zu der gleichen Annahme gelangt, wie für die Muskulatur, doch leider mit dem Unterschied, dass hier der Nachweis der Gültigkeit derselben durch thatsächliche Beobachtung nicht gelingt und dieselbe deshalb zur Zeit als — hypothetische — bezeichnet werden muss.

Denken wir aber an die tiefgehenden Beziehungen zwischen Muskulatur und Skelett, welche gleichen Entwicklungsbahnen folgen, so wird die vorgetragene Ansicht auch in Bezug auf das Skelett nicht zu den unwahrscheinlichsten gehören.

Nach derselben ist also die gesamte Gliederung des Extremitätenskelettes eine sekundäre und steht in keiner Beziehung zu der ursprünglichen Zusammensetzung aus einzelnen segmentalen Stücken. Die Bildung der Zehen ist daher als Sprossung aufzufassen, eine Ansicht, die schon von vielen Forschern, namentlich von Baur und Wiedersheim für die Amphibien ausgesprochen wurde<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Die in der ganzen höheren Wirbeltierreihe so streng vererbte Fünffzahl an dem Endglied giebt aber doch zu denken und sie findet in der gewonnenen Anschauung keine befriedigende Erklärung. Diese läge vielleicht

Die Annahme nun, dass an dem Zustandekommen des Extremitätenskelettes der höheren Wirbeltiere eine wechselnde Zahl von Rumpfsegmenten Anteil nimmt, schliesst den Versuch aus, die einzelnen späteren Abschnitte desselben auf bestimmte Teile des Flossenskelettes zurückzuführen. Dieser Versuch wurde bisher in mehrfacher Weise unternommen, zunächst von Gegenbaur und den Anhängern der Archipterygiumtheorie in dem Sinne, dass sie bei beiden eine bevorzugte Reihe von Skelettelementen, die Stammreihe, annahmen, welche sich als ein Abschnitt *sui generis* von den ansitzenden Radien, und auch von den aus der Verschmelzung von Strahlen entstandenen Skelettstücken (Basale pro-mesopterygii) unterscheidet. Das Basalstück des Flossenstammes (Basale metapterygii) wird zu dem Humerus des Cheiropterygiums; ihm schliessen sich die übrigen Teile des Stammes an, welche in einer Reihe von Skelettstücken zu suchen sind, die von fast allen Autoren verschieden angenommen werden, wie ich das in der Einleitung zu schildern vermochte.

Gegenbaur selbst zog zuerst die Stammlinie durch den Humerus und den Radius, später verlegte er sie in die Ulna. Er brachte also einmal den Radius, dann die Ulna als richtigen Strahl in Gegensatz zu der Stammreihe. Das schwankende eines solchen Versuches vermied Emery in seiner Theorie der Abstammung des Cheiropterygiums dadurch, dass er das Meta-Pro- und Mesopterygium der Selachierflosse als gleichwertig betrachtete. Nach seiner Ansicht entstehen die beiden Vorderarmknochen sowie die Handwurzel aus den Basalia der drei genannten Flossenabschnitte, während der Humerus aus dem

in der Annahme, dass das Cheiropterygium von einer Urform abstammt, deren fünfzehige Extremität sich durch die Beteiligung von fünf Segmenten an ihrer Bildung im Sinne der dritten Möglichkeit erklären liesse, wenn von dem Zeitpunkt der metameren Fusion, durch die Konzentration an, die Form der freien Extremität konstant blieb, während trotzdem die Möglichkeit einer centralen Variation sich erhielt.



Basale pro- oder metapterygii hervorgegangen sein könnte. Pollard ergänzte diese Hypothese durch die Annahme, dass der Humerus ein Teil des Schultergürtels sei. Es stehen also in dieser Hinsicht die Gegenbaursche sowie Emery-Pollardsche Hypothese einander schroff gegenüber. Beide sind jedoch zu der Annahme genötigt, dass das Basale metapterygii, welches bei den Fischen eine der Rumpfwand längst angeschlossene Lage hat, allmählich um ihr vorderes Ende sich nach aussen gedreht haben muss, um die freie Lage des entsprechenden Teiles in dem Cheiropterygium zu erlangen. Von einer solchen phylogenetischen Drehung ist aber in der Ontogenie der Flosse und des Cheiropterygiums nichts angedeutet und auch der vergleichenden Anatomie dürfte es schwer fallen, dieselbe zu beweisen. Der Nervenverlauf sowie die Anordnung der Muskulatur in der Flosse und in dem Cheiropterygium sprechen gleichfalls dagegen. Die Nerven des Metapterygiums (also des Archipterygiums) ziehen in gleichen Abständen durch die Flossenbasis und spalten sich fast alle medial des Basale und dicht an demselben in einen dorsalen und ventralen Ast, welche je zwei entsprechende Muskelbündel versorgen. Diese Nerven müssen von der Drehung des Basale doch gleichfalls betroffen werden und wie sie dabei trotzdem einer, in Wirklichkeit nicht vorhandenen Umlagerung entgehen konnten, ist schwer zu denken. Auch Balfour vertrat diese Ansicht der Drehung des Basale und sprach sie in seiner vergleichenden Embryologie zum ersten Mal aus. Es ist das um so mehr zu verwundern, als Balfour von der Entstehung des Basale metapterygii durch die Verschmelzung von Flossenstrahlen völlig überzeugt war. Durch eine solche Drehung mussten aber die kranio-kaudal aufeinander folgenden segmentalen Abschnitte des Basale metapterygii in einer zur Längsachse des Rumpfes senkrechte Richtung verlagert werden, desgleichen auch die segmentalen Nerven und Muskel dieses Flossenabschnittes. Dass diese Annahme in



noch schärferen Kontrast zur Wirklichkeit gerät als die früheren, welche die Einheitlichkeit des Basale metapterygii vertraten, ist wohl verständlich und es ist daher befremdend, dass Wiedersheim in seinem neuesten Werk gleichfalls diese Ansicht vertritt. Er hält es für zweifellos, dass das Basale der freien Flosse (Ganoiden) zum Femur resp. Humerus wird und dass zwei, der sich peripher anschliessenden freien Strahlen die Bauelemente des Unterschenkel- resp. Vorderarmskelettes sind — und übernimmt so bedingungslos die Balfoursche Hypothese. Im vollen Gegensatz hiezu führt Wiedersheim die bei Reptilien an dem peripheren Humerusende vorhandenen Nervenkanäle auf die ursprüngliche polymere Anlage des Basale zurück, dessen Bildung durch die Konkreszenz von Radian bei der Sela-chier- bzw. Ganoidenflosse konstatiert werden konnte.

„Wie hier die Nerven- und Gefässkanäle zum grossen Teil offenbar als letzte Reste der früheren Intervalle zwischen den primären Radian zu deuten sind, so spricht sich dies am distalen Humerusende in ähnlicher Weise aus.“

Abgesehen davon, dass sich diese Annahme durch keinen einzigen stichhaltigen Befund wahrscheinlich machen lässt, kommt Wiedersheim in Widerspruch mit sich selbst, denn einmal vergleicht er den Humerus mit dem Basale metapterygii, welches aus der basalen Verschmelzung kaudalwärts hinter einander gelegener Radian entstanden zu denken ist, wie er dies selbst in Textfigur 38 veranschaulicht, und andererseits sollen dann doch die erwähnten Nervenlöcher Reste der Spalten zwischen zwei Strahlen sein. Beide Annahmen sind mit einander unvereinbar.

Obwohl ich also diesen Theorien über die Abstammung des Cheiropterygiums nicht beitreten kann, so bin ich andererseits doch wieder nicht im stande, statt derselben eine neue zu bieten, wenn es gilt, die pentadaktyle Extremität von einer bestimmten Flossenform abzuleiten. Dazu reichen die vorhandenen Beobachtungen nicht aus. Aber sie geben doch annähernd ein

Bild von den Vorgängen, welche den Übergang der einen Extremitätenform in die andere bewirken konnten. Denken wir uns eine Flosse mit einer geringen Zahl von freien Strahlen und daher mit einem horizontalen kurzen Basale aus irgend welchen Gründen (man kann wohl an ein stärkeres laterales Wachstum denken) allmählich stark konzentriert, so dass die freien Strahlen in ganzer Ausdehnung mit einander zu einer unsegmentierten Masse verschmelzen, so wird sich dann das Basale auf eine weite Strecke in die Extremität fortsetzen, freilich ohne dem früheren direkt homolog zu sein <sup>1)</sup>.

Die gleiche Vereinigung durch die Konzentration erfahren die ursprünglich segmental angeordneten Nerven und Muskeln. Es bilden die ersteren den Plexus, aus welchem die grösseren dorsalen und ventralen Zweige in die freie Extremität verlaufen, die ersteren vereinigen sich zu einer einfachen dorsalen und ventralen Schichte. Während diesen Vorgängen und gleichzeitig mit ihnen beginnt hierauf die selbständige von jeder Metamerie unabhängige Gliederung der so entstandenen Extremität.

Die bei der Flosse horizontal ausgedehnte ektodermale Falte, die während einer bestimmten embryonalen Periode bei den höheren Wirbeltieren gleichfalls vorhanden ist, bildet hier bloss einen zitzenförmigen Anhang auf dem Scheitel des Extremitätenzapfens. Dieser Unterschied ist wohl auch durch das Zusammenschieben der Falte auf eine kurze horizontale Strecke erklärbar und weist gleichfalls auf die Konzentration der Extremität hin.

Wir sind am Ende unserer Untersuchungen angelangt. Betrachten wir die Resultate derselben, so müssen wir gestehen, dass dieselben bei weitem nicht ausreichen, um volles Licht auf die Abstammungsgeschichte der paarigen Extremität der Wirbel-

<sup>1)</sup> Für eine solche ausgedehnte Strahlenverschmelzung durch Konzentration finden sich bei recenten wie palaeontologischen Selachiern zahlreiche Beispiele.

tiere zu werfen. Andererseits dürfen wir aber doch auch zufrieden mit denselben sein, da sie uns die gleichartige Entwicklung und damit die nahe Verwandtschaft des Ichthyo- und Cheiropterygiums erkennen gelernt haben. Aber freilich sind wir nach der vorgetragenen Anschauung von dem Ziel noch viel weiter entfernt, als dies die früher erwähnten Theorien darstellen, welche bereits für sekundäre Abschnitte des Cheiropterygialen Skelettes ein homologes Gebilde in dem Flossenskelett suchten und fanden. Leider vermag uns auch die Palaeontologie kein Bild von den Zwischenformen zu geben. Die Extremität der ältesten bisher bekannten Amphibien wie Reptilien ist schon völlig nach der typischen pentadaktylen Form der recenten gebaut. Da aber die Palaeontologie gerade in den letzten Jahren durch die Entdeckung sehr primitiver Flossenformen für die Extremitätenfrage in anderer Hinsicht wichtige Aufschlüsse gebracht hat, so dürfen wir auch in diesem Punkt Besseres erwarten und bei fortgesetzter Arbeit auf vergleichend anatomischem und vergleichend embryologischem Gebiet kann die endliche Lösung dieses schwierigen Problems nicht ausbleiben, wenn bei diesen Untersuchungen alle bei der Extremitätenbildung mitspielende Faktoren, also Form und Lage der Extremität, ferner die Verhältnisse des Skelettes, der Muskulatur und ihrer Nerven in gleicher Weise Berücksichtigung finden werden.

München, den 20. Februar 1895.

## Litteraturverzeichnis.

57. Goodsir, On the Morphological Constitution of Limbs. The Edinburgh New Philosoph. Journal, Vol. V, New Series 1857.
65. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, II, 1865.
68. Rüdinger, Die Muskeln der vorderen Extremitäten der Reptilien und Vögel. Gekrönte Preisschrift. Haarlem 1868.
71. Gegenbaur, Über das Archipterygium. Jenaische Zeitschrift, VII. Bd., 1871.
73. Huxley, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Deutsche Ausgabe. Breslau 1873.
76. Balfour, Cambridge Journal of Anat. and Phys., Vol. XI, part. I, 1876.  
— Fürbringer, Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. III. Teil. Morphol. Jahrbuch, I. Bd., 1876.  
— Gegenbaur, Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbeltiere. Morphol. Jahrbuch, II. Bd., 1876.  
— Huxley, Contribution to Morphology. Ichthyopsida Nr. 1. Proceed. of the Zoolog. Soc. of London, P. I, 1876.  
— Wiedersheim, Die ältesten Formen des Karpus und Tarsus der heutigen Amphibien. Morphol. Jahrbuch, II. Bd., 1876.
77. Götte, Beiträge zur vergl. Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. Arch. f. Mik. Anat., XIV. Bd., 1877.  
— Mivart, G., Notes on the Fins of Elasmobranchs, with Consideration on the Nature and Homologues of Vertebrate Limbs. Transact. Zoolog. Society of London, Vol. X, 1877.  
— Thacher, J. R., Median and Paired Fins, a Contribution to the History of Vertebrate Limbs. Transactions of the Connecticut. Acad., Vol. III, Part 2, 1877.
78. Balfour, A., Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
79. Götte. Über Entwicklung und Regeneration des Gliedmassenskelettes der Molche. Leipzig 1879.

79. Strasser, Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. *Morphol. Jahrb.*, V. Bd., 1879.
81. Balfour, Handbuch der vergl. Embryologie. Übersetzt von Vetter. Jena 1881.
84. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers VI. Mitteilungen aus der zoolog. Station zu Neapel, V. Bd., 1884.
- Leboucq, Recherches sur la morphologie du carpe chez les mammifères. *Archiv de Biologie*, T. V, 1884.
85. Baur, G., Über das Archipterygium und die Entwicklung des Cheiropterygium. *Zoolog. Anzeiger*, Nr. 209, VIII. Jahrgang, 1885.
- Frioriep, Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus, und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. *Arch. für Anat. und Phys. Anat. Abtlg.* 1885.
86. Wiedersheim, Grundriss der vergl. Anatomie der Wirbeltiere. II. Aufl. 1886.
87. Emery, Über die Beziehung des Cheiropterygiums zum Ichthyopterygium. *Zoolog. Anzeiger*, X. Jahrgang, 1887.
- Heape, The Development of the Mole. Stages E. to J. *Quarterly Journal of Microsc. Science*. Vol. XXVI, New Series, 1887.
88. Baur, G., Beiträge zur Morphologie des Karpus und Tarsus der Vertebraten. I. Teil: Batrachia. Jena 1888.
- Frioriep, Verhandlungen der anat. Gesellschaft auf der 2. Versammlung in Würzburg, 1888. Diskussion über den Vortrag Kollmanns, Handskelett und Hyperdaktylie.
- Jordan, Die Entwicklung der vorderen Extremität der Anuren Batrachier. *Inaug.-Dissert.*, Leipzig 1888.
- Müller, Erik, Studien über den Ursprung der Gefäßmuskulatur. *Archiv für Anat. und Phys.*, 1888.
- Paterson, On the Fate of the Muscle Plate, and the Development of the Spinal Nerves and Limb Plexuses in Birds and Mammals. *Quarterly Journal of Microsc. Science*. Vol. XXVIII, New Series, 1888.
89. van Bemmelen, Über die Herkunft der Extremitäten- und Zungenmuskulatur bei Eidechsen. *Anat. Anzeiger*, IV. Jahrgang, Nr. 8, 1889.
- Bonnet, Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. *Archiv für Anat. und Phys.*, 1889.
- Hatschek, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. Verhandlungen der anat. Gesellschaft auf der dritten Versammlung in Berlin, 1889.
- Ravn, Über die Bildung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle in Säugetierembryonen. *Archiv für Anat. und Phys. Anat. Abtlg.* Jahrgang 1889.
90. Hoffmann, C. K., Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. VI. Bd., Abtlg. 3: Reptilien, 1890.



90. Kaestner, Über die Bildung von animalen Muskelfasern aus dem Urwirbel. Archiv für Anat. und Phys. Anat. Abtlg. 1890.
- Wiedersheim, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Proteus anguineus. Archiv für mikrosk. Anat., XXXV. Bd., 1890.
91. Hochstetter, Über die Entwicklung der Extremitätsvenen der Amnioten. Morphol. Jahrbuch, XVII. Bd., 1891.
- Kollmann, Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. Archiv für Anat. und Phys. Anat. Abtlg. 1891.
- Paterson, The Limb Plexus of Mammals. Studies in Anatomy from the Anat. Department of the Owens College. Manchester 1891.
- Derselbe, The Position of the Mammalian Limb; regarded in the Light of its Innervation and Development. Ebenda 1891.
92. Eisler, Der Plexus lumbo-sacralis des Menschen. Halle 1892.
- Hochstetter, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. II. Reptilien. Morphol. Jahrbuch, XIX. Bd., 3. Heft, 1892.
- Kaestner, Über die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbeltieren. Mit besonderer Berücksichtigung der Selachier. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abtlg. 1892.
- Maurer, Die Entwicklung des Bindegewebes bei Siredon pisciformis und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. Morpholog. Jahrbuch, XVIII. Bd., 1892.
- Pollard, On the Anatomy and Phylogenetic Position of Polypterus. Zoolog. Jahrbuch, Abtlg. für Anat., V. Bd., 1892.
- Rabl, Theorie des Mesoderms (Fortsetzung). Morphol. Jahrbuch, XIX. Bd., Heft 1, 1892.
- Stoss, Untersuchungen über die Entwicklung der Verdauungsorgane; vorgenommen an Schafembryonen. Inaug.-Dissert., Leipzig 1892.
- Wiedersheim, Das Gliedmassenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.
93. Cuenod, L'articulation du coude. Internat. Monatsschrift für Anat. und Phys., V. Bd., 1893.
- Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. IV. Auflage. Jena 1893.
- Kästner, Über die Entstehung der Extremitätenmuskulatur bei den Anuren-Amphibien. Verhandlungen der Anat. Gesellschaft auf der 7. Versammlung in Göttingen, 1893.
- Mollier, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Das Ichthyopterygium. Anat. Hefte, 1893.
94. Bolk, Beziehungen zwischen Skelett, Muskulatur und Nerven der Extremitäten, dargelegt am Beckengürtel, an dessen Muskulatur, sowie am Plexus lumbo-sacralis. Morphol. Jahrbuch, XXI. Bd. 1894.
- Emery, Studi sulla morfologia dei membri degli anfibi e sulla filogenia del chiropterigio. Ric. fatte nel Labor. di Anat. norm. della R. Univ. di Roma, Vol. IV.

94. Field, H. H., Die Vornierenkapsel, ventrale Muskulatur und Extremitätenanlage bei den Amphibien. Anat. Anzeiger, IX. Bd., Nr. 23, 1894.
- Maurer, Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen und höheren Wirbeltieren. Morphol. Jahrbuch, XXI. Bd., Heft 4, 1894.
- Minot, Sedgwick, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Übersetzt von Kaestner. 1894.
- Mollier, Über die Entwicklung der fünfzehigen Extremität. Sitzungsbericht der Ges. f. Morphol. und Phys. München, Heft 1, 1894.
- Zuckerkandl, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Vorderarms. Anat. Hefte, Bd. IV, Heft 1, 1894.

## Erklärung der Abkürzungen auf Tafel XXXI/XXXVIII.

---

|     |   |                                                        |
|-----|---|--------------------------------------------------------|
| A   | = | Arteria brachialis.                                    |
| ad  | = | dorsale Anlage des Ankonäus.                           |
| al  | = | laterale Anlage des Ankonäus.                          |
| ao  | = | Aorta.                                                 |
| ch  | = | Chorda.                                                |
| d   | = | Darm.                                                  |
| dm  | = | dorsale Muskelzellschichte.                            |
| dn  | = | dorsaler Nervenzweig.                                  |
| ec  | = | Ektoblast.                                             |
| ent | = | Entoderm.                                              |
| hp  | = | horizontales Dach der Leibeshöhle.                     |
| kn  | = | Knospe.                                                |
| lv  | = | Anlage des Levator scapulae.                           |
| m   | = | Medullarrohr.                                          |
| me  | = | Mesodermwulst.                                         |
| mw  | = | Proliferationswulst der Somatopleura.                  |
| n   | = | Spinalnerv.                                            |
| pec | = | Pektoralisanlage.                                      |
| ph  | = | Peritonealhöhle.                                       |
| pp  | = | Somatopleura.                                          |
| rrv | = | radiale Randvene.                                      |
| s   | = | Somit.                                                 |
| sgl | = | Spinalganglion.                                        |
| ske | = | Skelett.                                               |
| st  | = | Verbindungsstrang zwischen Zungen- und Halsmuskulatur. |
| un  | = | Urnere.                                                |
| urv | = | ulnare Randvene.                                       |
| Vc  | = | Vena cardinalis.                                       |
| vsp | = | ventraler Spross.                                      |
| Vu  | = | Vena umbilicalis.                                      |
| vm  | = | ventrale Muskelschichte.                               |
| vn  | = | ventraler Nervenzweig.                                 |

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXXI/XXXII.

- Figur 1. Querschnitt durch einen Embryo mit zwölf Urwirbeln. Der voll getroffene achte ist in seiner Form deutlich erkennbar.
- Figur 2. Querschnitt durch die vordere Rumpfgegend desselben Embryo, zur Darstellung der beginnenden Proliferation der Somatopleurazellen und der ersten Bildung des ventralen Bindegewebes.
- Figur 3. Querschnitt durch einen Embryo mit siebzehn Urwirbeln in der Höhe des siebenten. Die Vergrößerung der medialen Urwirbelwand, sowie die erste Bildung des Extremitätenwulstes sind sichtbar.
- Figur 4. Querschnitt durch den ersten Extremitätenwulst bei starker Vergrößerung.
- Figur 5. Querschnitt durch einen Embryo mit 21 Urwirbel, um die Auflösung der medialen Urwirbelwand, sowie die Zunahme des Extremitätenwulstes zu zeigen.
- Figur 6. Querschnitt durch denselben Embryo im Bereich der letzten Urwirbel. Ein deutlicher Somatopleurawulst und eine Ektodermverdickung sind auch in diesem kaudalen Rumpfabschnitt zu sehen.
- Figur 7. Sagittalschnitt durch einen Embryo mit 24 Urwirbeln um die erste Sprossbildung an den vorderen Urwirbeln zu zeigen.
- Figur 8. Querschnitt durch einen gleichaltrigen Embryo.
- Figur 9. Desgleichen durch die Extremitätenregion eines Embryos mit 28 Urwirbeln. Der ventrale Somitenspross erreicht den Somatopleurawulst und dieser lockert sich auf.
- Figur 10. Querschnitt durch denselben Embryo, zum Beweis, dass auch auf der Strecke zwischen den beiden späteren Extremitätenanlagen sowohl ein Somatopleurawulst wie auch die denselben überziehende Ektodermverdickung vorhanden ist.
- Figur 11. Querschnitt durch die Extremitätenanlage eines Embryo mit 32 Urwirbeln. Der ventrale Spross dringt in das Innere des Zapfens ein.
- Figur 12. Querschnitt der gleichen Serie entnommen, um das Verhalten der vor der eigentlichen Extremitätenanlage gelegenen Somiten darzustellen.
- Figur 13. Entstammt gleichfalls der gleichen Serie und zeigt den ventralen Spross des vierten Urwirbels.

## Tafel XXIII/XXXIV.

Figur 14, 15, 16 und 17 sind Querschnitte durch Embryonen mit 37, 39 und 41 Urwirbeln und illustrieren die Bildung und Auflösung der Knospen.

Figur 18. Querschnitt durch die Hinterkopfgegend und den Zungenmuskelstrang eines Embryo mit 45 Urwirbeln.

Figur 19. Ein Querschnitt durch denselben Embryo aber etwas weiter nach hinten zu gelegen. Die erste Bildung der ventralen Halsmuskulatur aus den Sprossen des zweiten, dritten und vierten Rumpfsomiten ist sichtbar.

Figur 20. Querschnitt durch die Extremitätenanlage des gleichen Embryo um die Auflösung der Knospen und die Bildung einer dorsalen und ventralen Zellschichte darzustellen.

Figur 21. Sagittaler Schrägschnitt durch einen etwas jüngeren Embryo, auf welchem die Lage der Somitensprossen in der Extremitätenbasis deutlich zu erkennen ist.

Figur 22. Sagittalschnitt durch einen gleichaltrigen Embryo mit quer durchschnittenen Somitensprossen.

## Tafel XXXV/XXXVI.

Figur 23 entstammt einem Embryo mit 56 Urwirbeln und stellt die erste Anlage des Skelettes, und die Gabelung der Nerven zur Versorgung der beiden jetzt getrennten Muskelschichten dar.

Figur 24. Desgleichen von einem Embryo mit 60 Somiten.

Figur 25. Querschnitt durch die Halsregion eines Embryo mit 60 Urwirbeln, um die erste Anlage des Levator scapulae zu zeigen.

Figur 26—32. Sieben Querschnitte durch die Extremität eines Embryo mit 70 Urwirbeln. Dieselben zeigen die erste Differenzierung des Skelettes und der Muskulatur.

Figur 33. Querschnitt durch die Schulterregion eines älteren Embryo mit 82 Urwirbeln, um das Einwachsen der Muskulatur in die Rumpfwand darzustellen.

## Tafel XXXVII.

Figur 34. Embryo mit 28 Urwirbeln, mit Boraxcarmin gefärbt und mit Nelkenöl aufgehell. Bei durchfallendem Licht gezeichnet um die erste Extremitätenleiste und die Lage der Urwirbel darzustellen. Bei diesem Embryo waren fünf präcervicale Myotome vorhanden.

Figur 35. Embryo mit 37 Urwirbel, gleichfalls bei durchfallendem Lichte gezeichnet.

Figur 36 und 37. Embryo von circa 60 Urwirbel, bei auffallendem Lichte in Seiten- und Rückenansicht.

## Tafel XXXVIII.

Figur 38 und 39. Zwei Abbildungen älterer Embryonen zur Darstellung der Knickung und Drehung der Extremität.



---

Die Redaktion der „**Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte**“ richtet an die Herren Autoren die freundliche Bitte, ihr schwer zugängliche, oder in weniger verbreiteten Organen erschienene Arbeiten zuzusenden, um eine Berücksichtigung derselben in den Referaten zu ermöglichen.

**Fr. Merkel**

anatomisches Institut  
Göttingen.

**R. Bonnet**

anatomisches Institut  
Giessen.

---





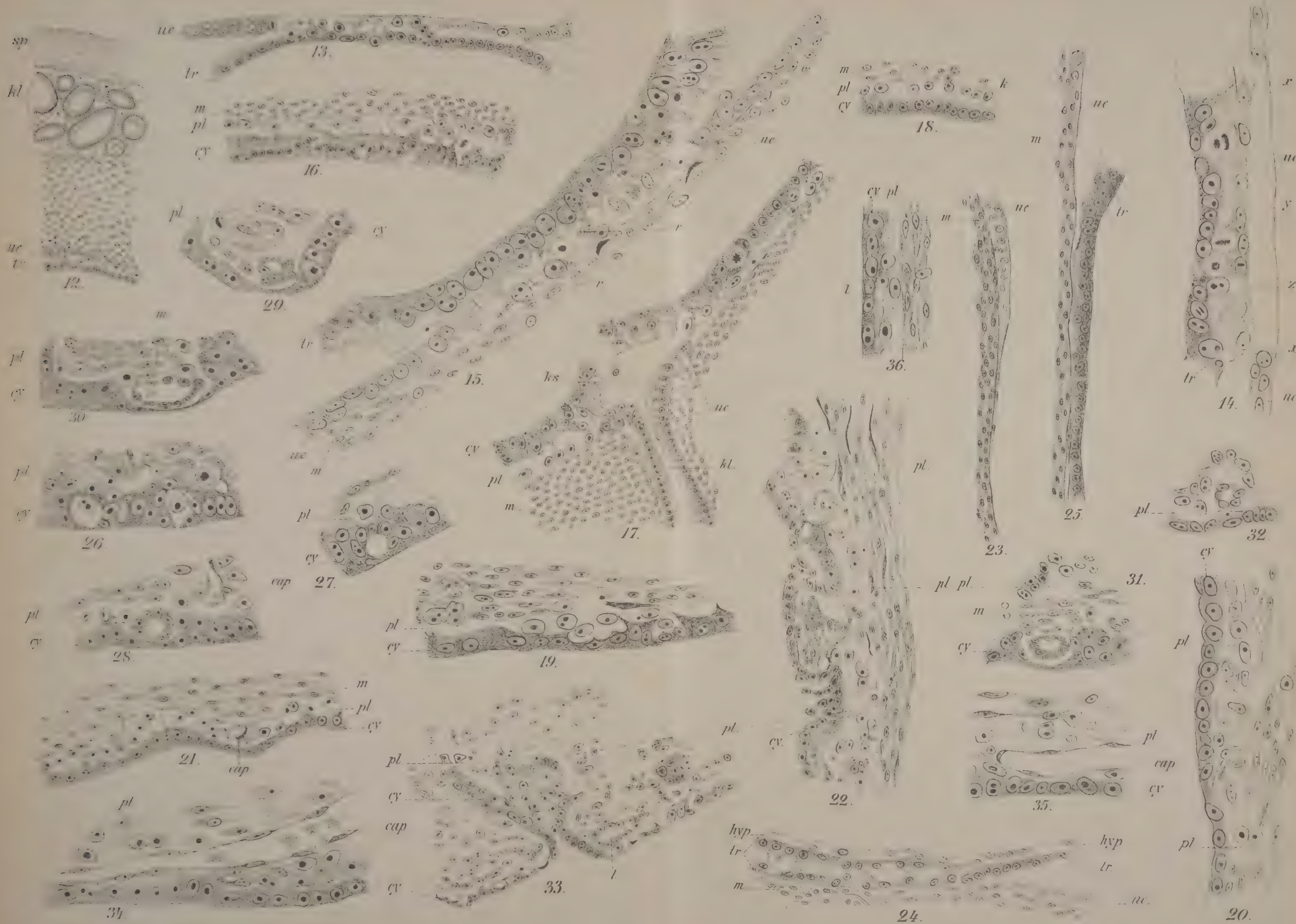








































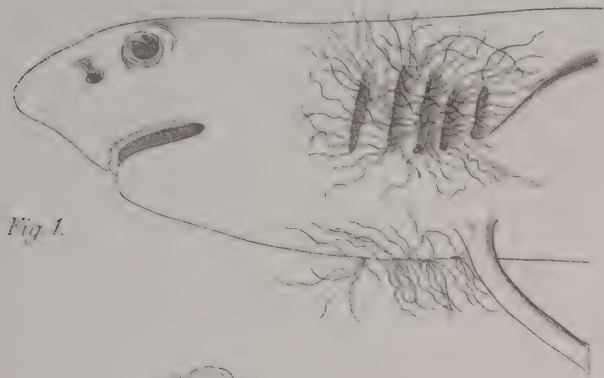


Fig. 1.

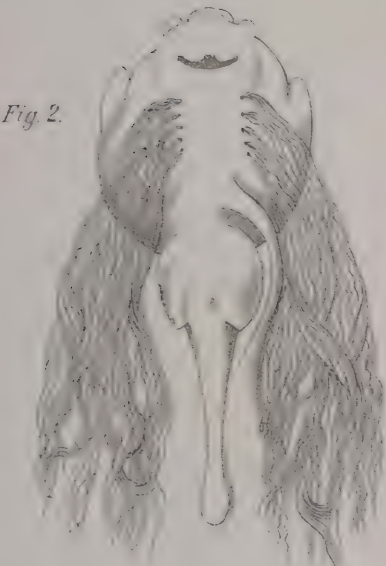


Fig. 2.



Fig. 4.

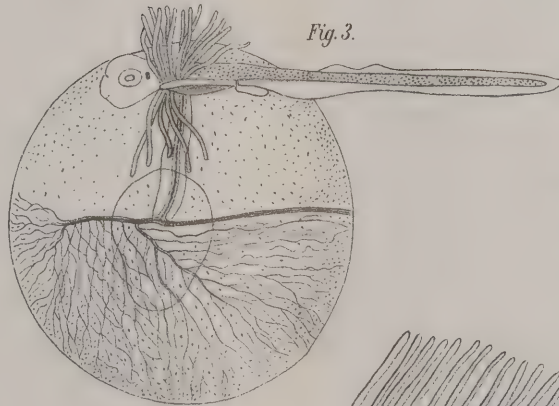


Fig. 3.

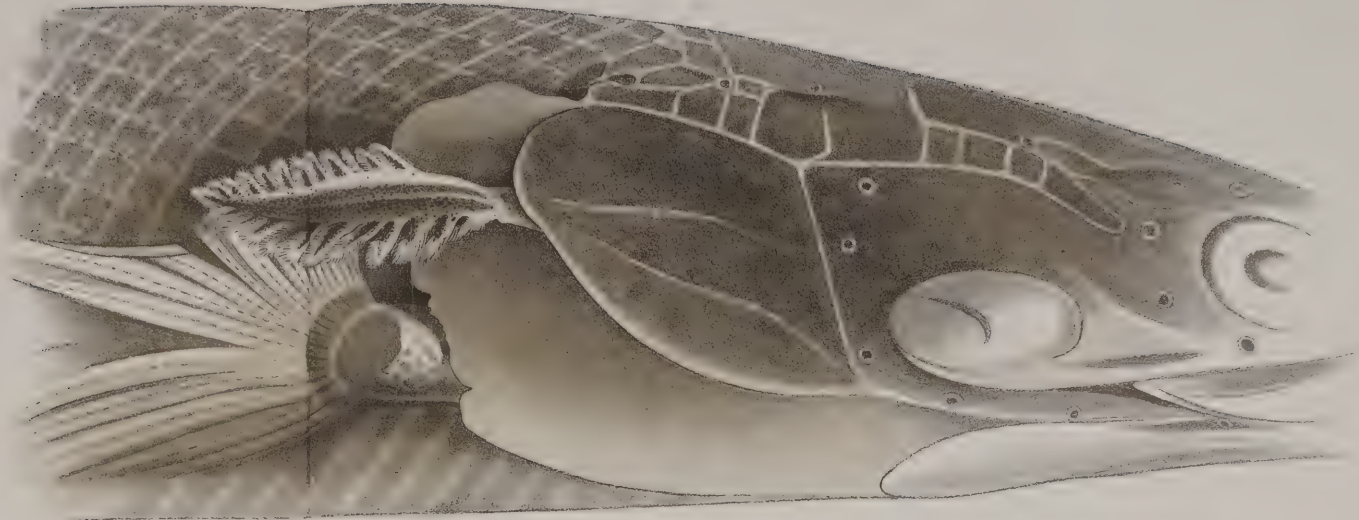


Fig. 7.

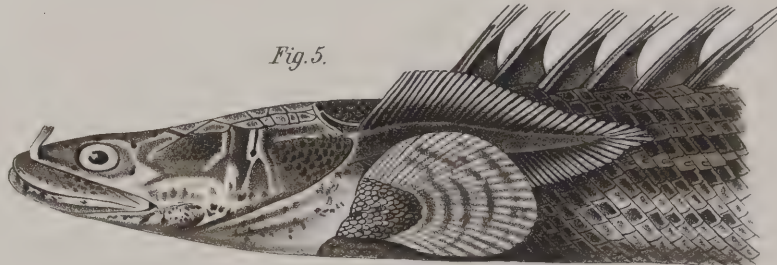


Fig. 5.

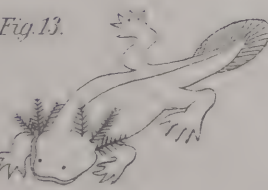


Fig. 13.

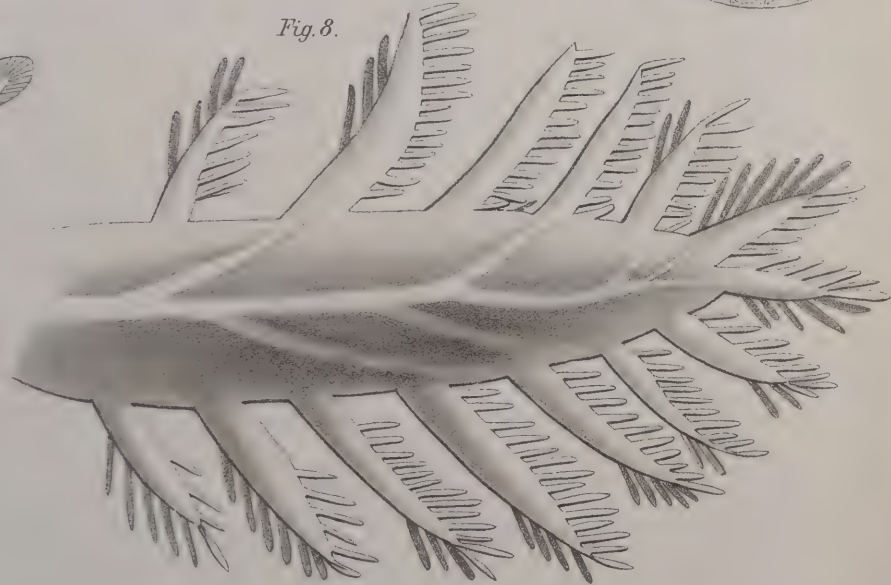


Fig. 8.

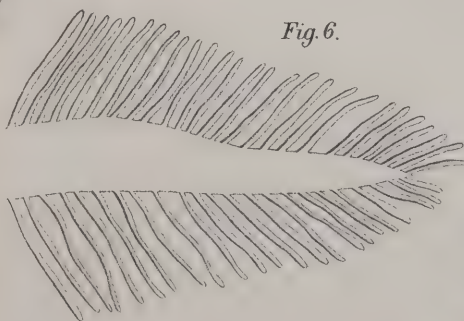


Fig. 6.



Fig. 9.



Fig. 11.

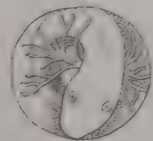


Fig. 12.



Fig. 10.

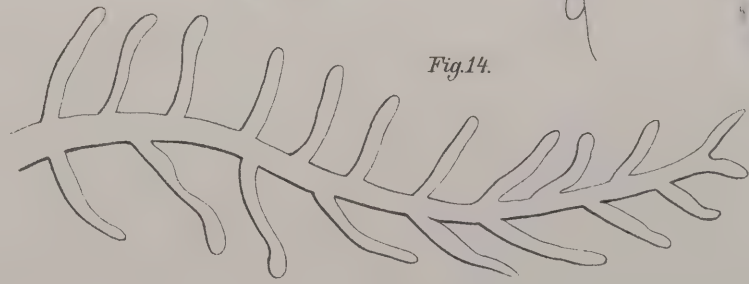


Fig. 14.









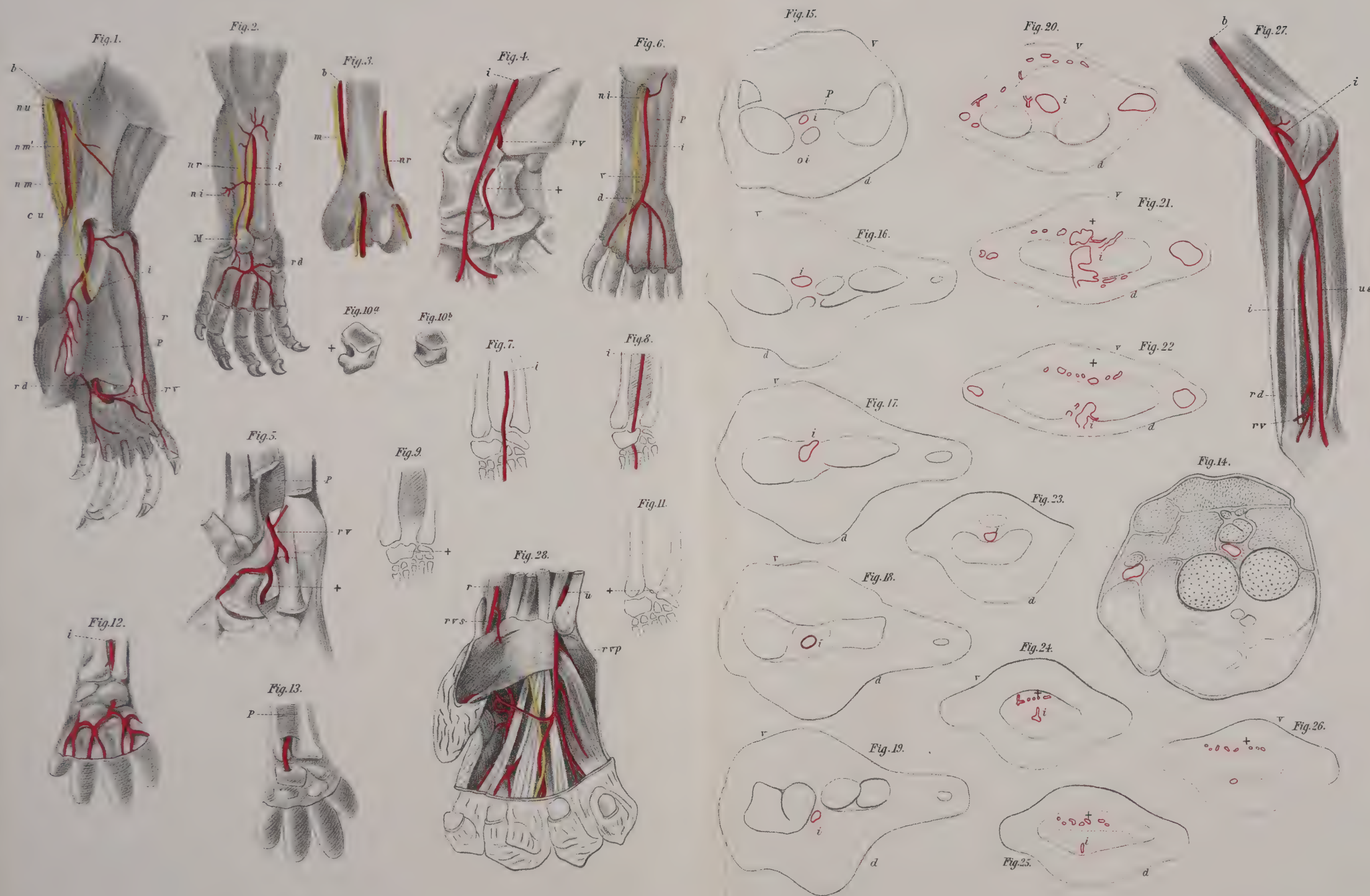










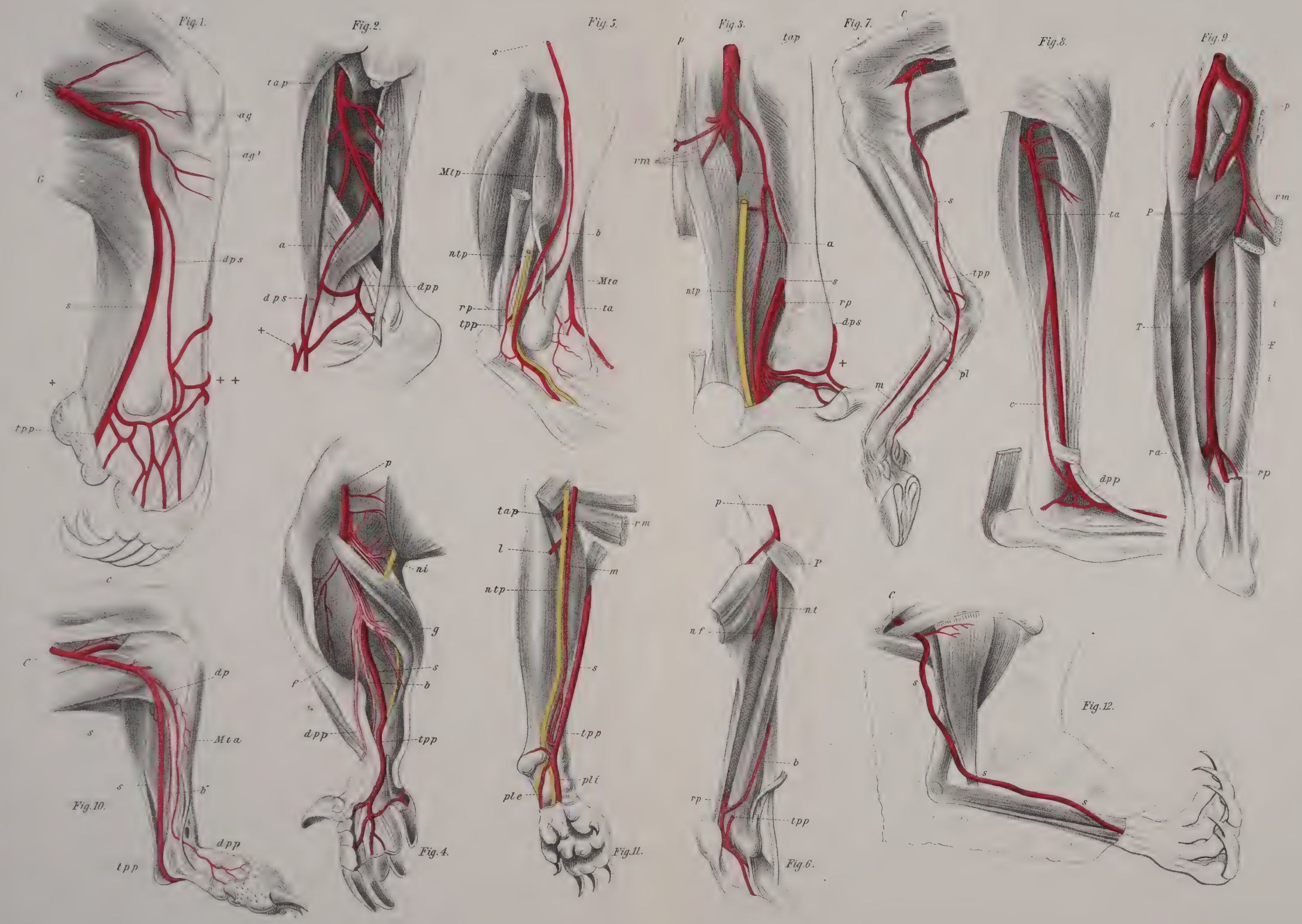




















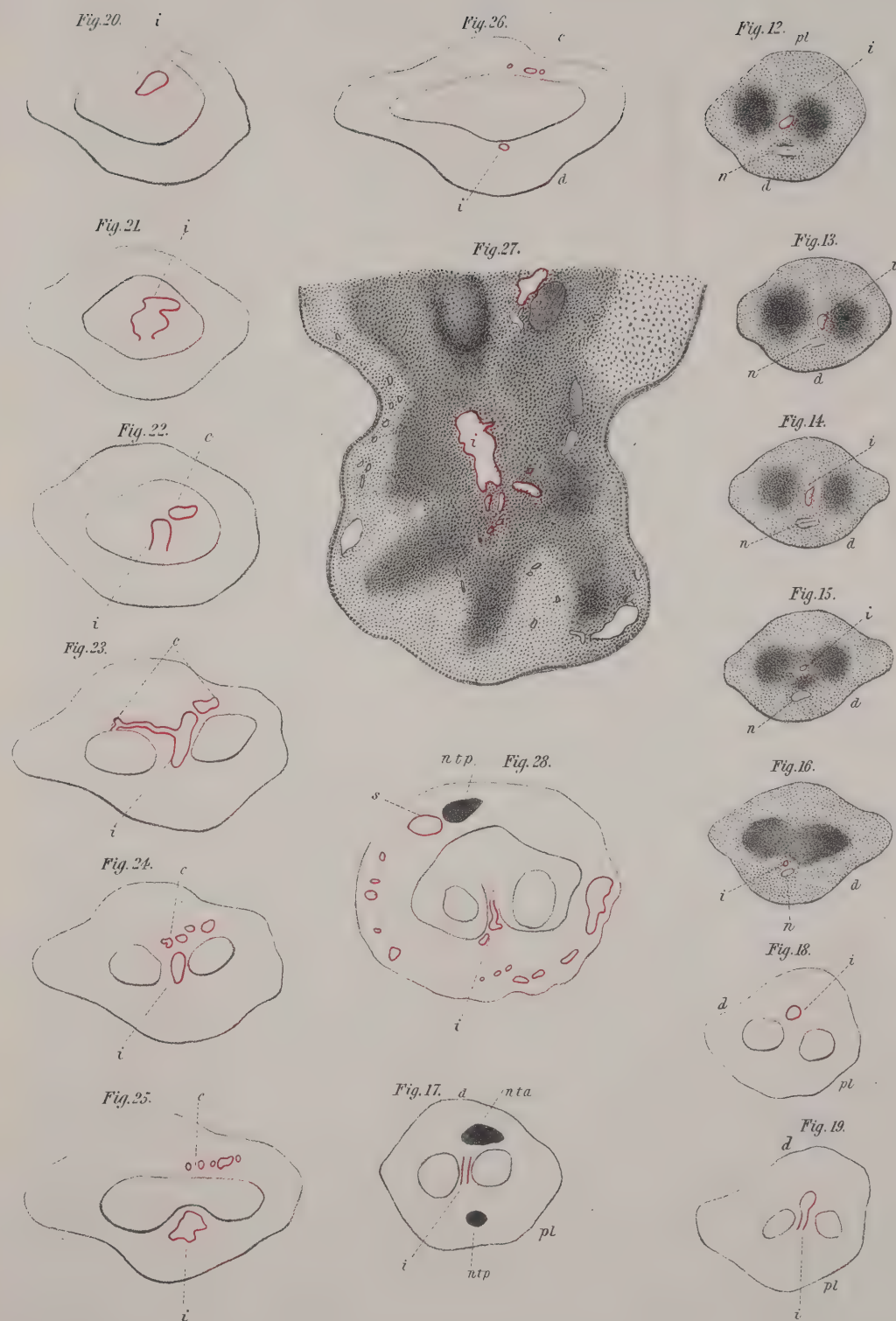










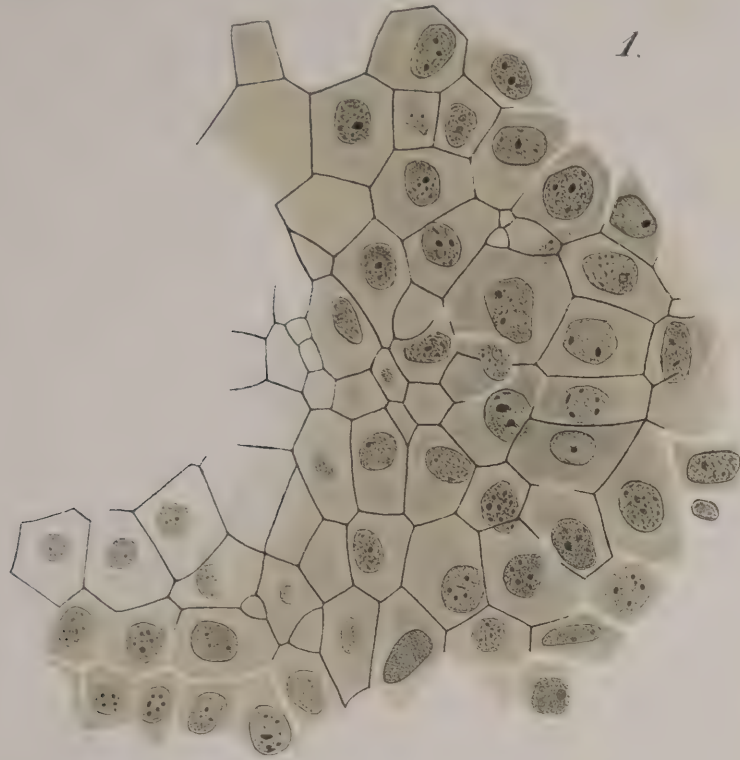




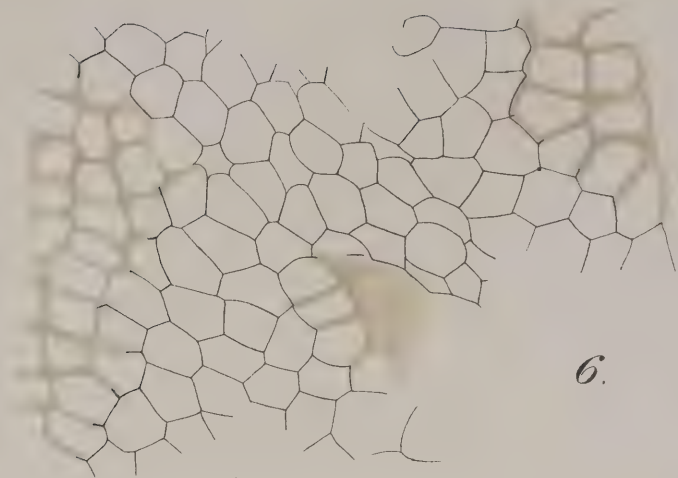




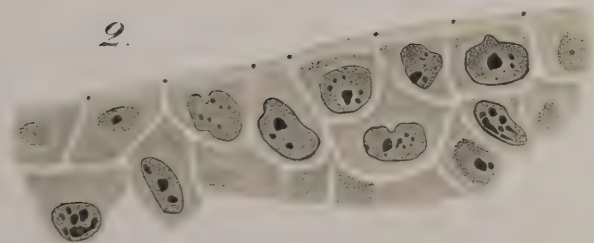




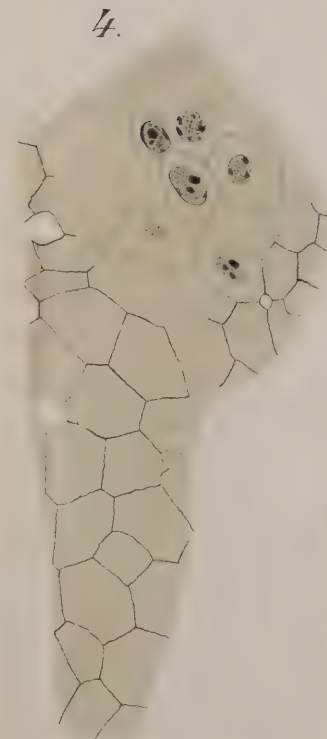
1.



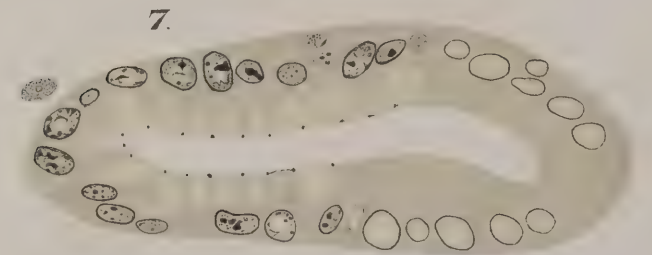
6.



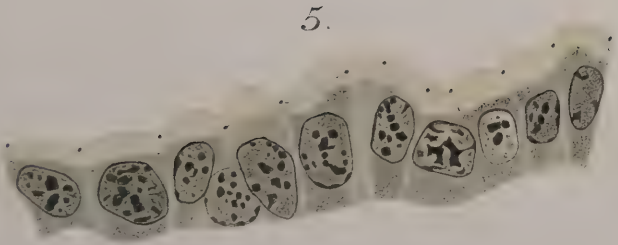
2.



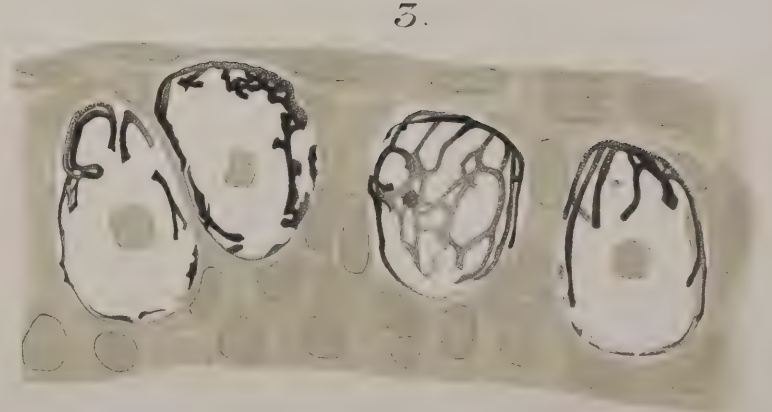
4.



7.



5.



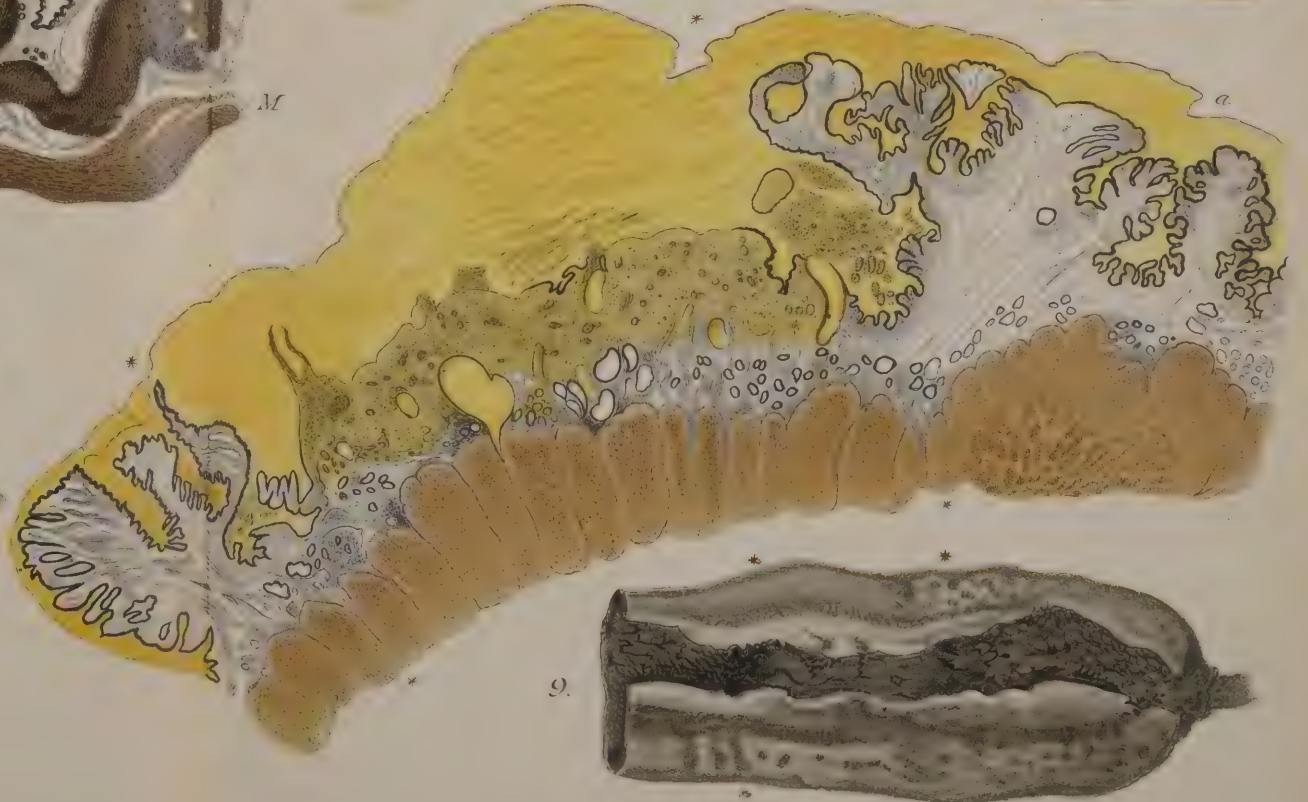
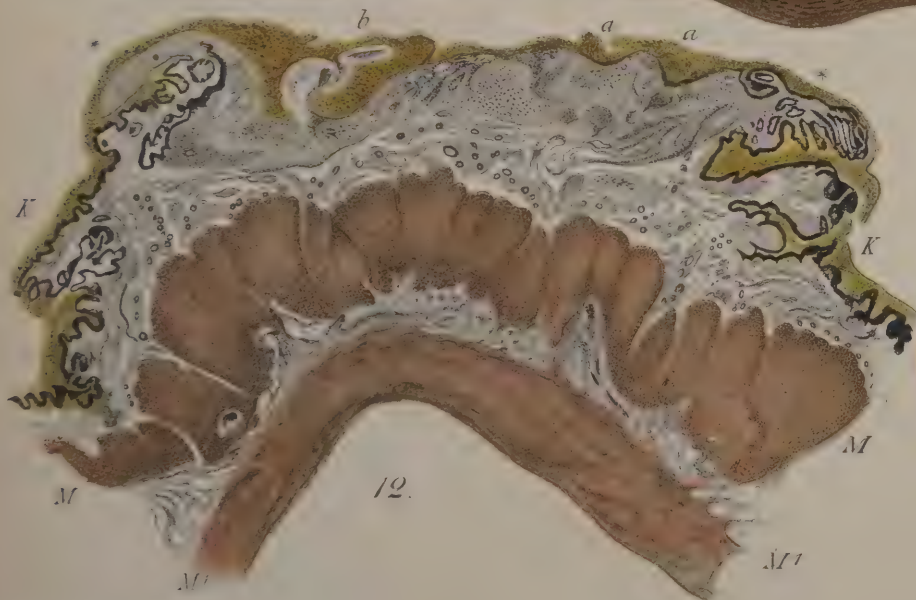
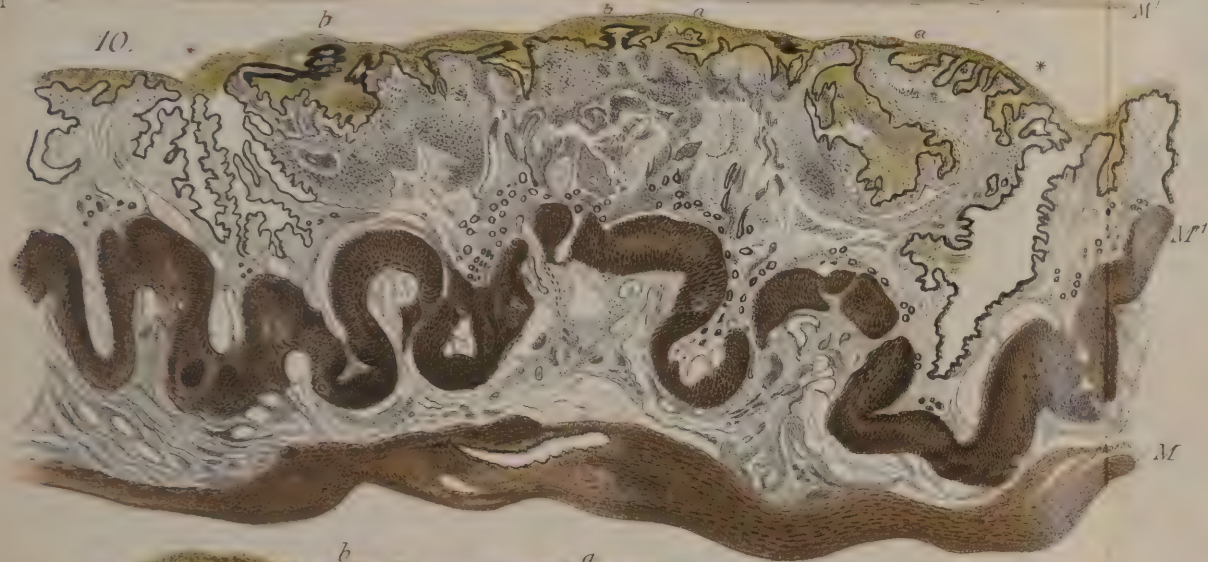
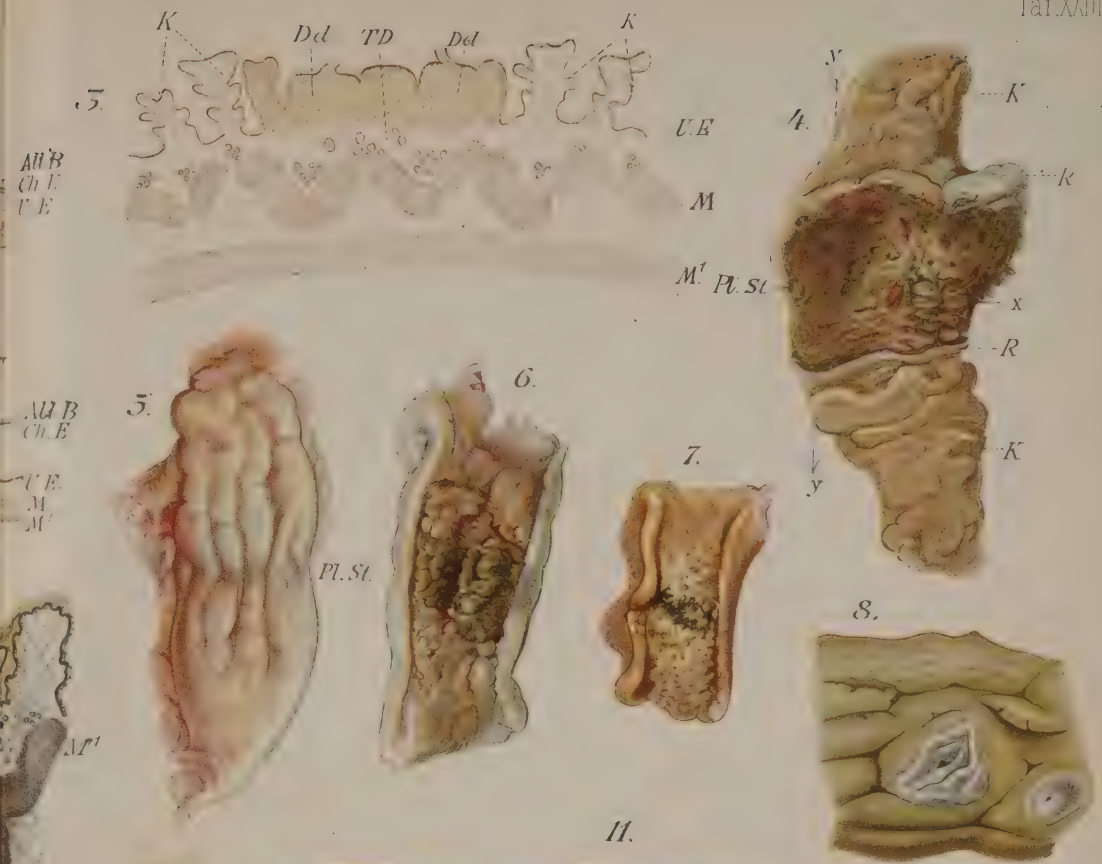
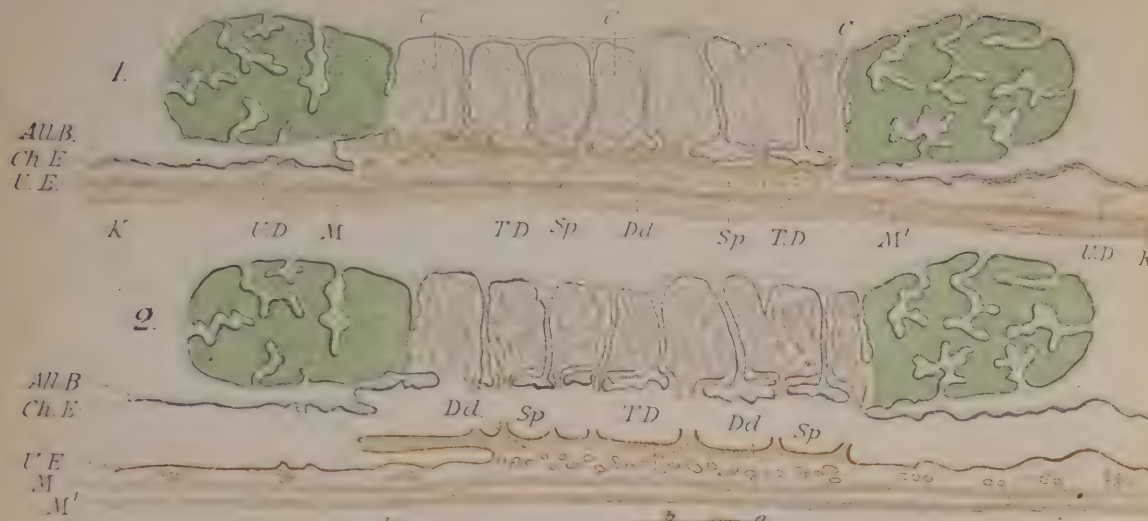
3.





















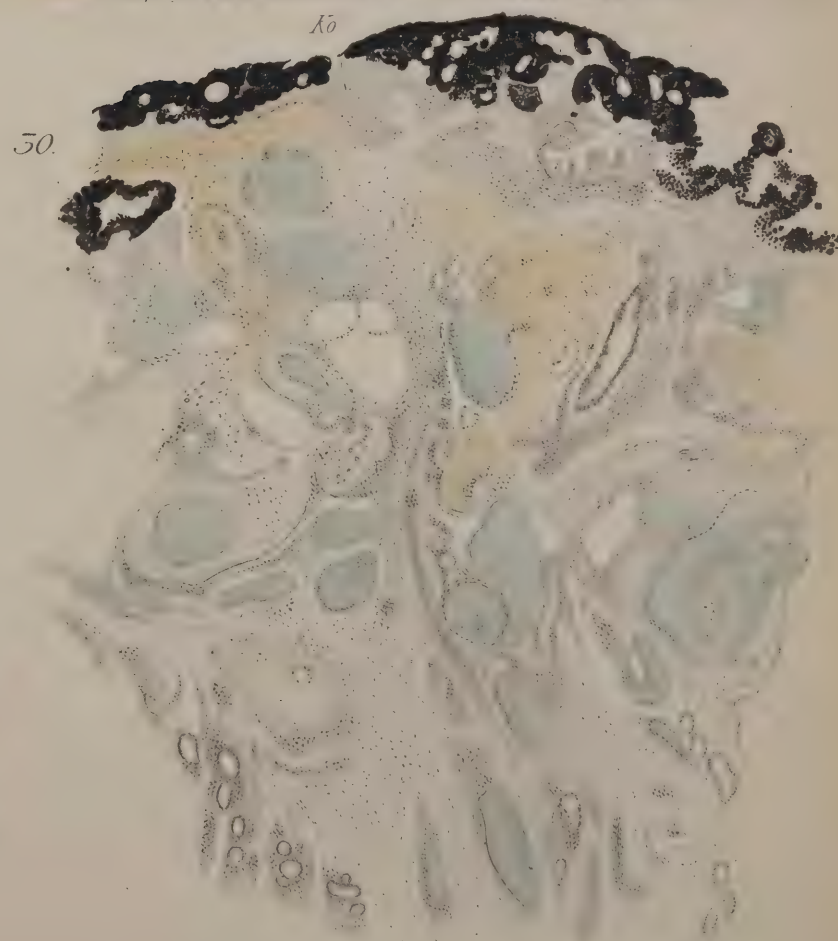
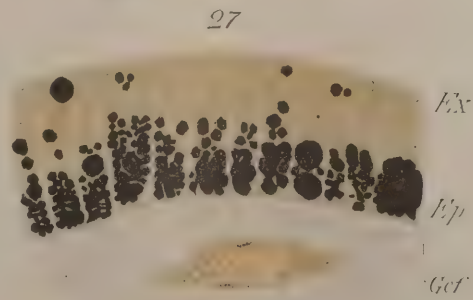
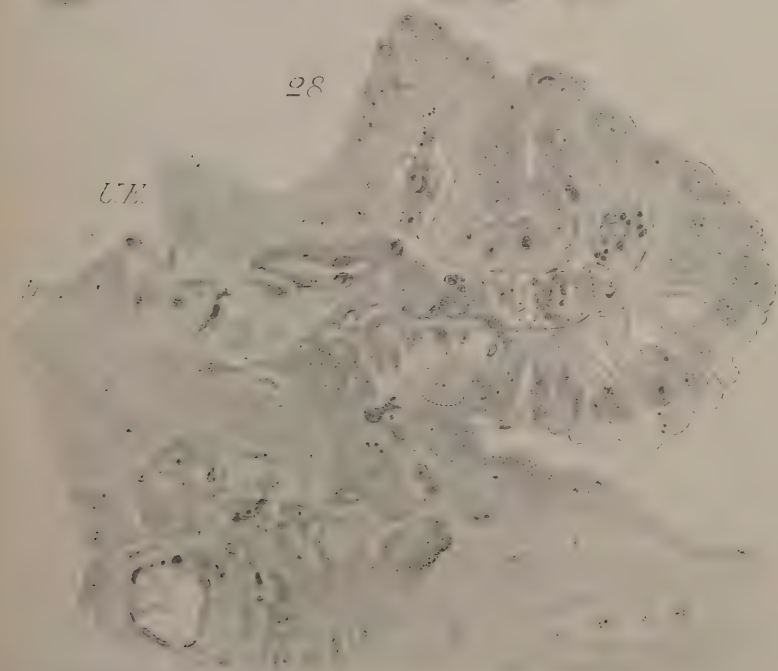
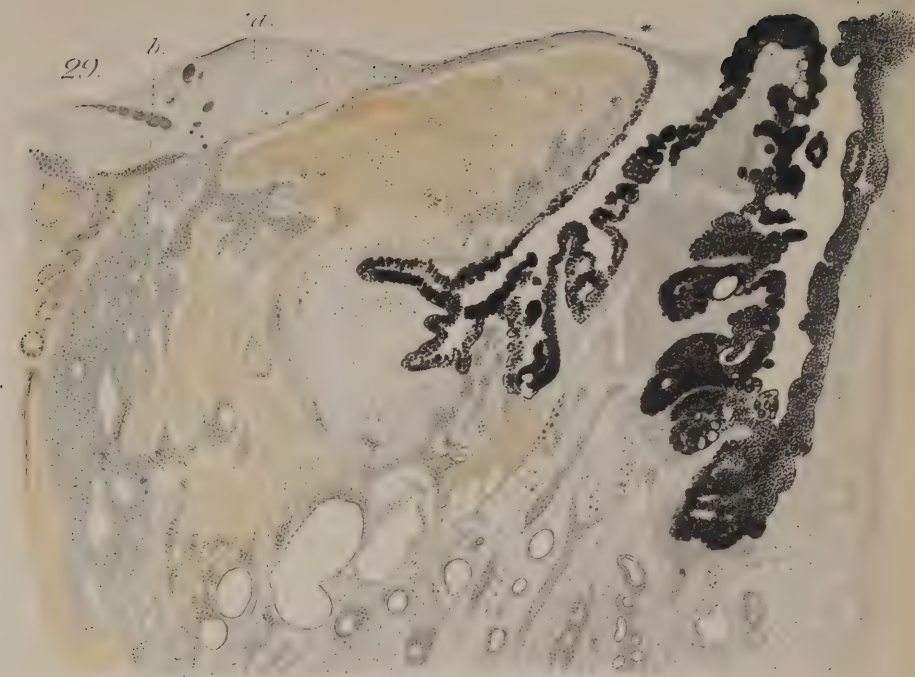
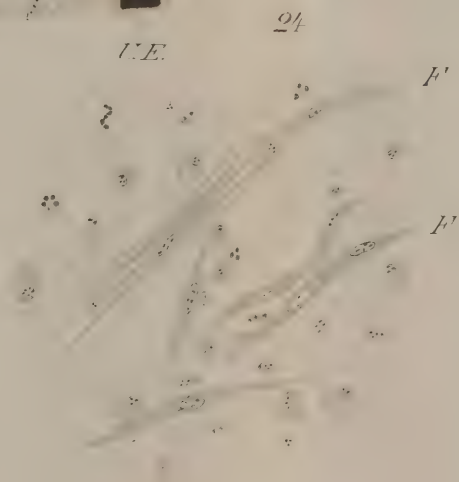
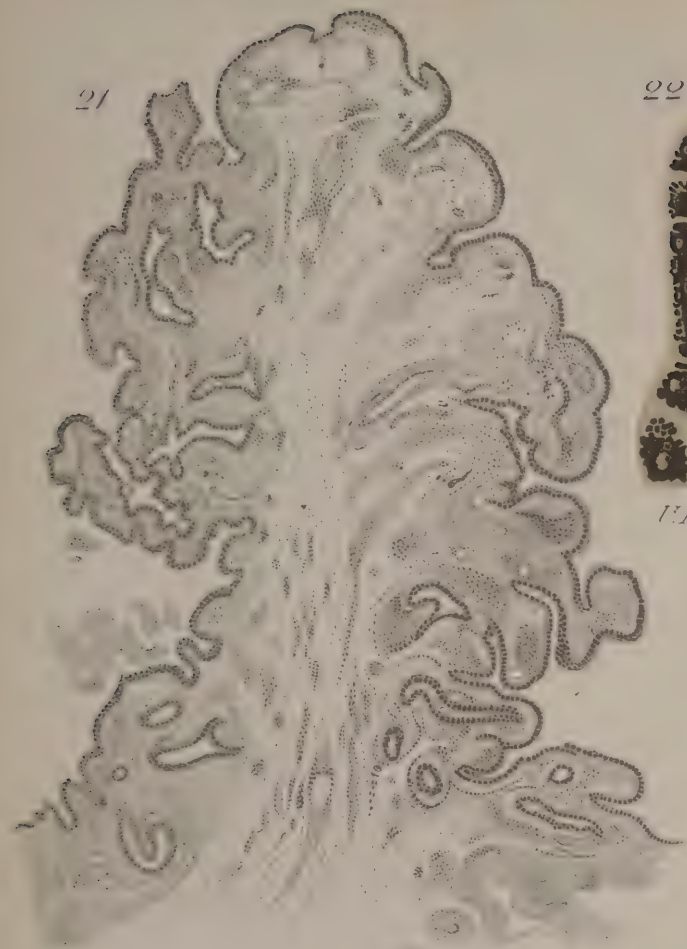










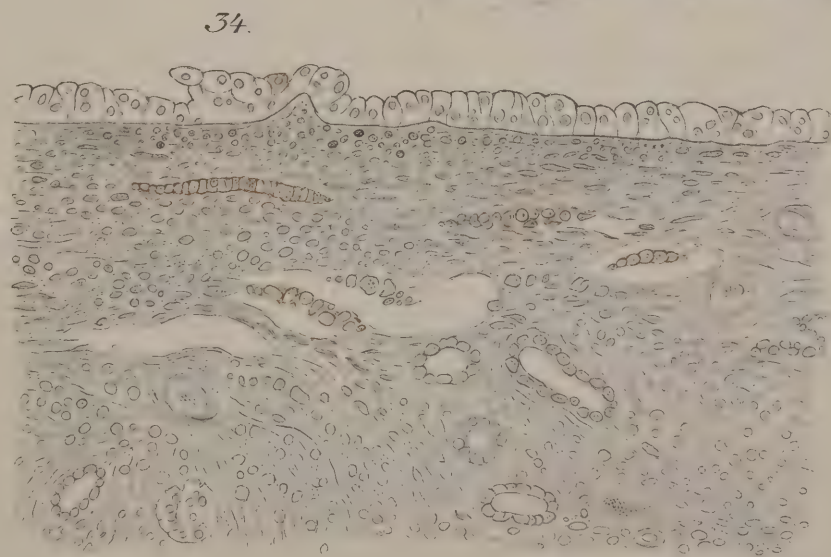
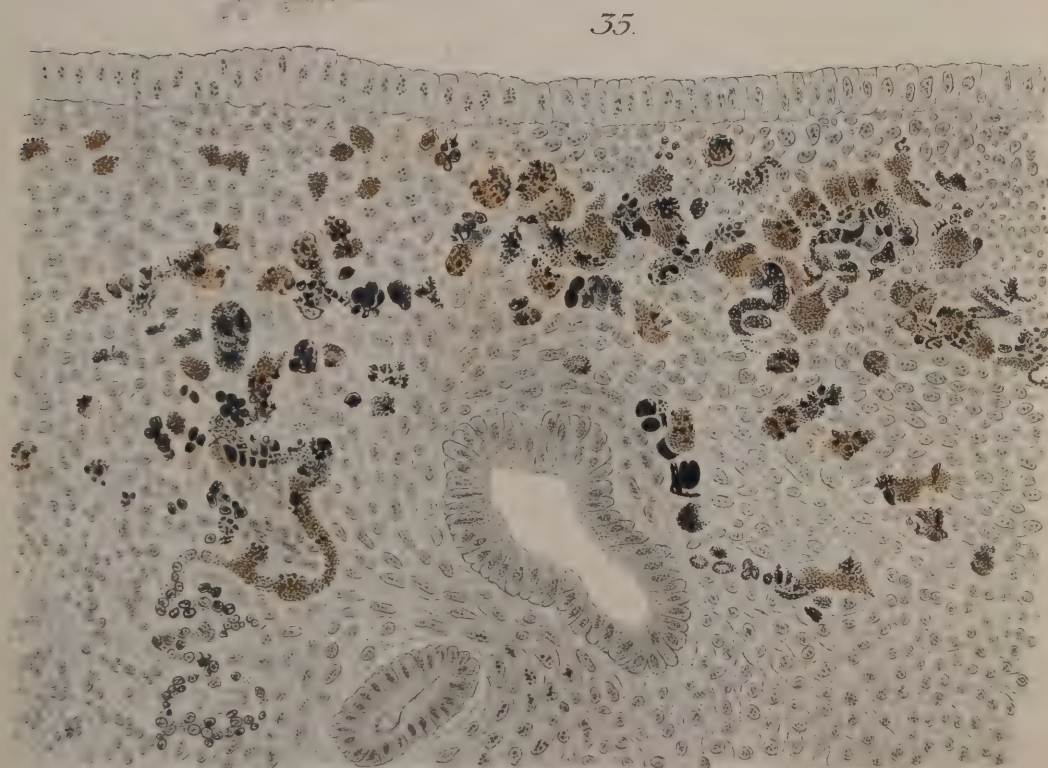
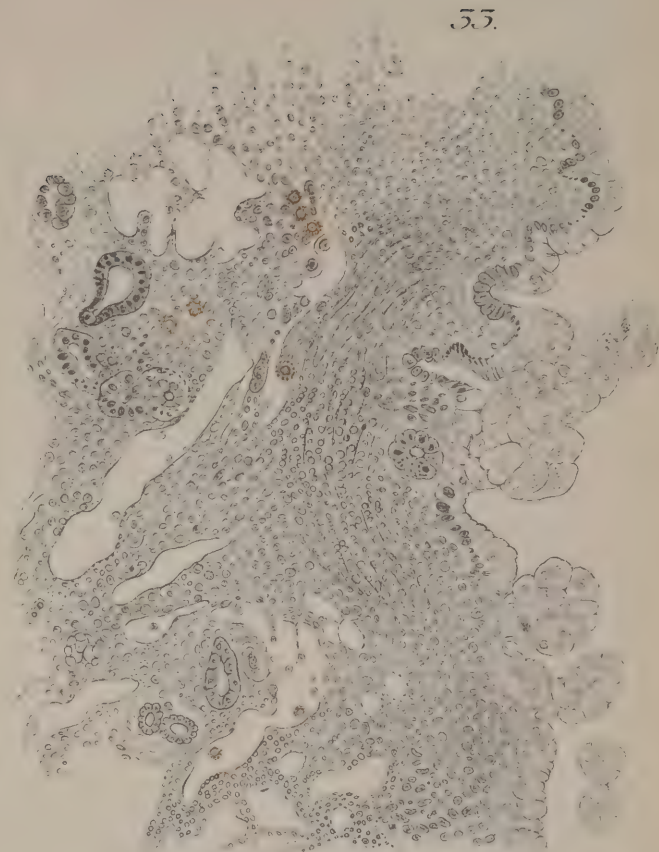






























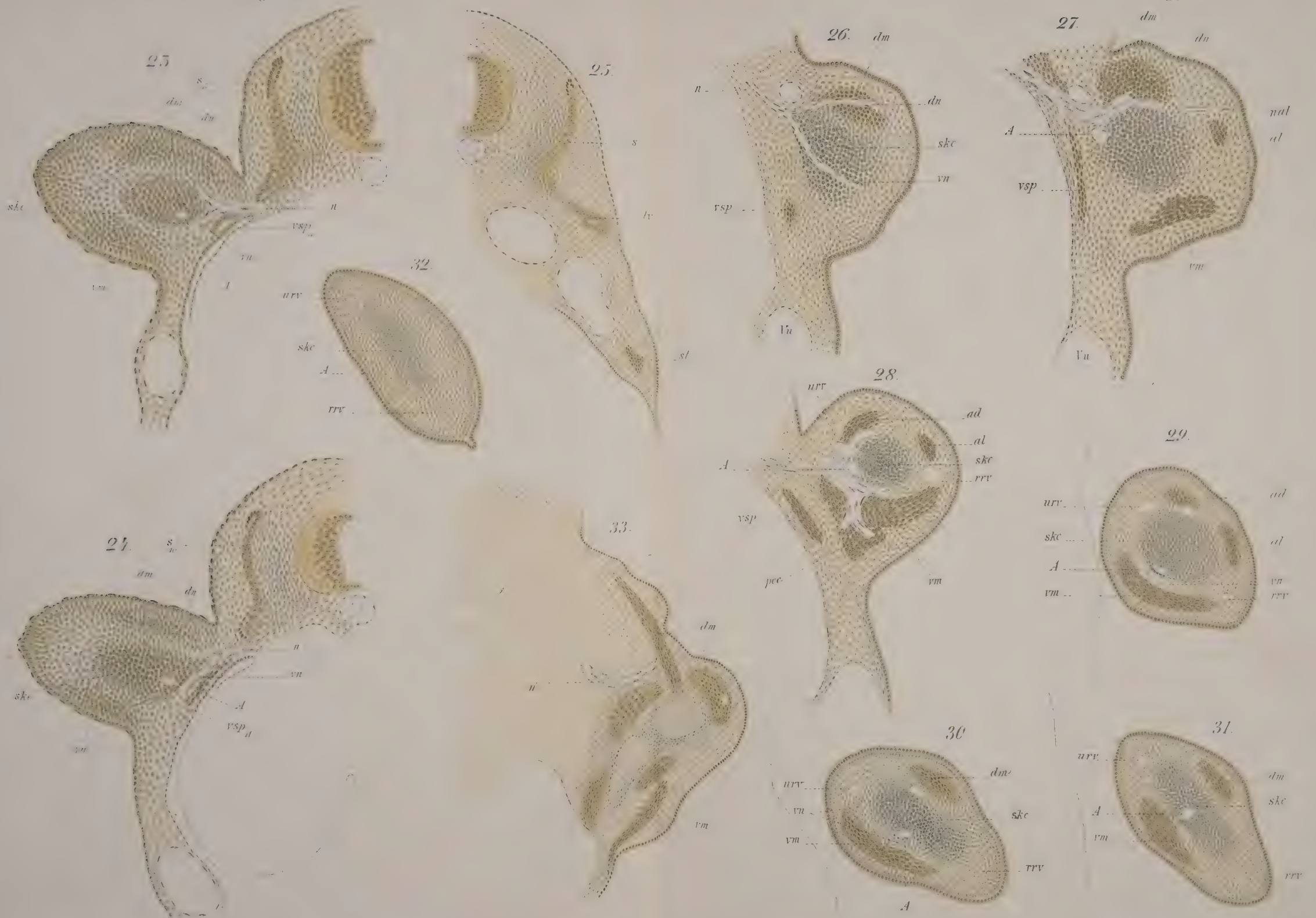






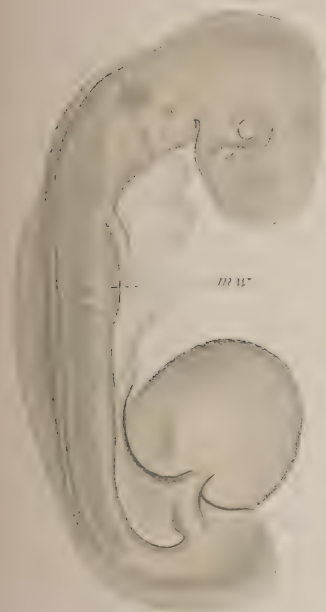




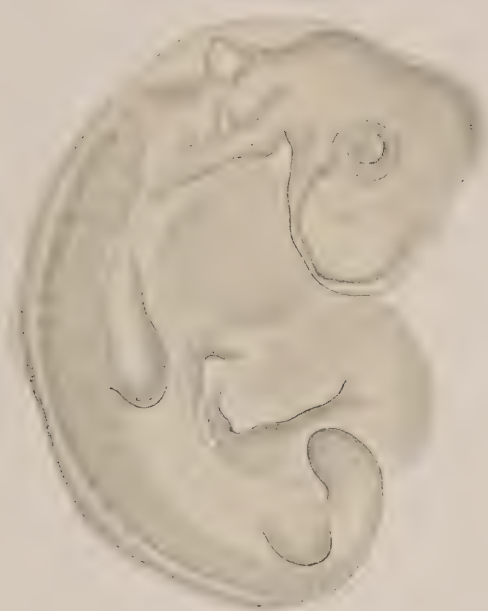




34.



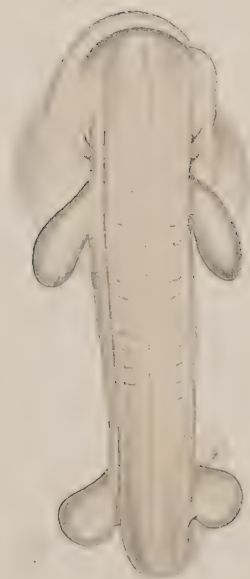
35.



36.

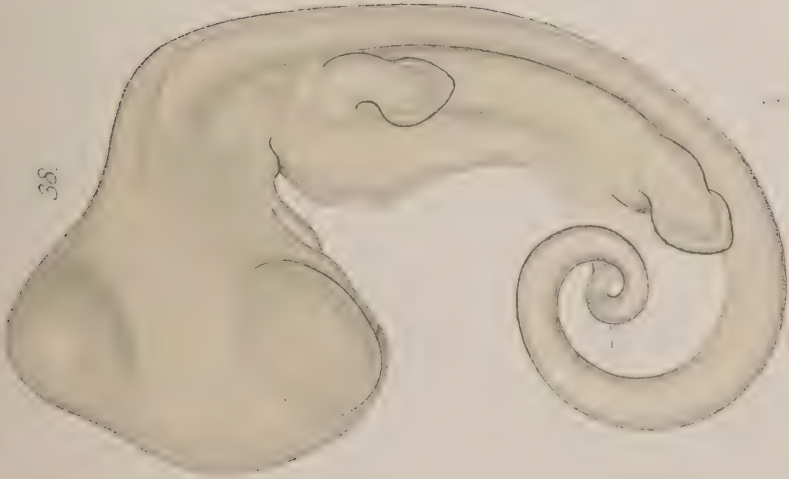
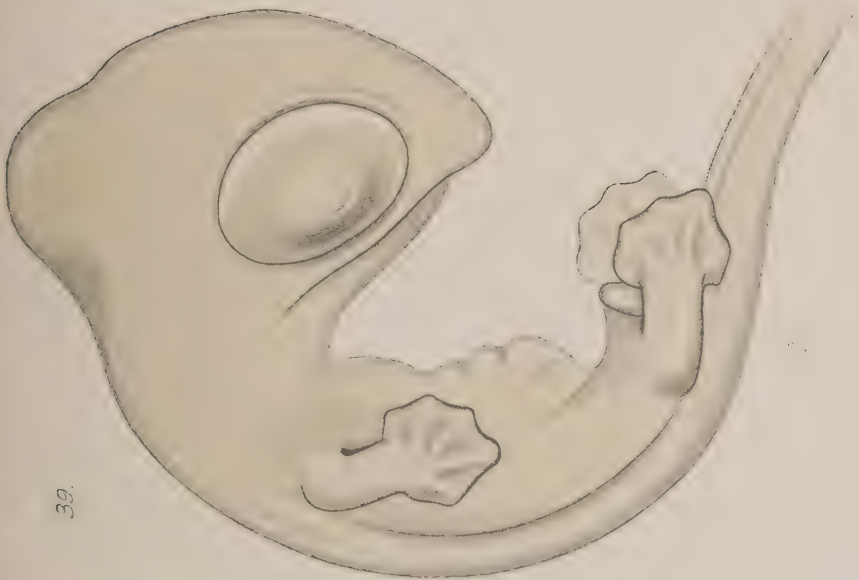


37.











MAR 8 1895

13,171

# ANATOMISCHE HEFTE.

---

REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

## ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

**FR. MERKEL**

UND

**R. BONNET**

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN.

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GIESSEN.

ERSTE ABTHEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

---

XIV. HEFT (V. BAND, HEFT I).

---

MIT 12 TAFELN.

---

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1894.

Soeben erschien:

# Grundriss der pathologischen Anatomie.

Von

**Dr. Hans Schmaus,**

erster Assistent am pathol. Institut und Privatdozent an der Universität München.

**Zweite vermehrte Auflage.**

*Mit 205 Holzschnitten. — Preis M. 12.—.*

Von den Urtheilen der Presse über die erste Auflage seien u. a. nachfolgende wiedergegeben:

. . . . Schmaus hat sich der dankenswerthen Aufgabe unterzogen, einen „Grundriss der pathologischen Anatomie“ zu verfassen und man muss anerkennen, dass ihm die Lösung dieser Aufgabe auch in trefflicher Weise gelungen ist. In kurzer und gedrängter Form entwickelt der Verf. die Lehren der pathologischen Anatomie, ohne deshalb in eine oberflächliche Darstellungsweise zu verfallen.

. . . . Der Grundriss ist dazu bestimmt, dem Studirenden es zu ermöglichen, das Wichtigere von dem, was er in den Vorlesungen gehört und gesehen hat, sich jederzeit ins Gedächtniss zurückrufen und in übersichtlicher Form rekapituliren zu können. Diese Aufgabe erfüllt der Grundriss um so mehr, als derselbe sich nicht allein durch präzise Darstellung, sondern auch durch grosse Uebersichtlichkeit in der Anordnung des Stoffes auszeichnet, welche durch Marginalien und Anwendung verschiedenen Druckes noch besonders erhöht wird.

*Münch. med. Wochenschrift.*

. . . . Das Buch soll die Mitte einhalten zwischen den grösseren Lehrbüchern der pathologischen Anatomie und den kleinen Abrissen. Es ist in erster Linie für den Anfänger bestimmt und soll ihm in compendiöser Form neben einer Uebersicht über Inhalt und Zusammenhang des Gesamtgebietes auch die Möglichkeit bieten, sich die wichtigsten Detailkenntnisse anzueignen.

. . . . Alles in Allem ist daher nicht zu bezweifeln, dass das Buch in den Kreisen, für die es bestimmt ist, viele Anhänger gewinnen wird.

*Deutsche med. Wochenschrift.*

. . . . Der Inhalt zeigt in der That bei aller Kürze und doch angenehmen Darstellung eine ausreichende Vollständigkeit. . . . Die zahlreichen Illustrationen sind meist nach Originalzeichnungen sauber und schön wiedergegeben und werden dem Anfänger das Verständniss ausserordentlich erleichtern.

Das Werk kann also dem jungen Mediziner in jeder Beziehung auf's Angelegentlichste empfohlen werden. Es ist ein sehr glücklicher Mittelweg von dem Verf. geliefert worden zwischen den umfangreichen Lehrbüchern und den meist nichts weiter als Definitionen enthaltenden Compendien.

*Berliner klin. Wochenschrift.*

## INHALT.

|                                                                                                                     | Seite |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------|
| I. J. H. Vernhout, Über die Placenta des Maulwurfes ( <i>Talpa Europaea</i> L.). Hierzu die Tafeln I—VIII . . . . . | 1     |
| II. P. Clemens, Die äusseren Kiemen der Wirbeltiere. Hierzu die Tafeln IX—XII und 5 Figuren im Text . . . . .       | 51    |

---

J. F. Bergmann, C. W. Kreidel's Verlag in Wiesbaden.

---

### Arbeiten

aus dem

## Zoologisch-zootomischen Institut

in

Würzburg.

*X. Band, Heft 2.*

Inhalt: Die Gattung *Gyrodactylus* v. Nrdm. Von Dr. L. Kathariner. Mit 3 lithogr. Tafeln. — Zur Histologie der Trematoden. Von Dr. A. Schuberg. Mit 1 lithogr. Tafel. — Ueber Cuticular-Bildungen bei einigen Nematoden. Von A. van Bömmel. Mit 1 lithogr. Tafel.

---

## Das Wurzelgebiet des Oculomotorius beim Menschen

von

**Dr. Stefan Bernheimer,**

Dozent der Augenheilkunde an der Universität Wien.

*Mit 4 farbigen Tafeln. Preis: Mark 6.—.*

---

### Beiträge

zur

## Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane.

Von

**Michael von Lenhossék** in Würzburg.

*Mit 3 lithographirten Tafeln und 15 Figuren im Text. — Preis: M. 12.60.*

---

Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.



Neuester Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

---

Zur Lehre von der Innervation der Pupillenbewegung.

Von Dr. **E. P. Braunstein**, Privatdozent für Augenheilkunde in Charkow.  
Mit 27 Abbildungen im Text. Preis M. 4.—.

---

Fünfzig Beiträge aus dem Gebiete der gesamten

Medizin. Festschrift zur Feier des fünfzigjährigen Jubiläums des Vereins der Aerzte des Reg.-Bez. Düsseldorf. Mit 3 Tafeln u. 19 Textabbildungen. Preis M. 10.60.

---

Ueber den Wahn. Eine klinisch-psychologische Untersuchung.

Nebst einer Darstellung der normalen Intelligenzvorgänge.  
Von Dr. **M. Friedmann**, Nervenarzt in Mannheim. Mit 6 Fig. i. Text.  
Preis M. 8.—.

---

Berichte und Arbeiten aus der Universitäts-Frauen-

klinik zu Dorpat. Herausgegeben von Prof. Dr. **Otto Küstner**,  
ehem. Direktor der Universitäts-Frauenklinik zu Dorpat, jetzigem Direktor  
der königl. Univ.-Frauenklinik zu Breslau. Mit 5 Tafeln u. 1 Figur im Text.  
Preis M. 24.—.

---

Pathologie und Therapie der Neurasthenie und Hysterie.

Dargestellt Von Dr. **L. Löwenfeld**, Specialarzt für Nervenkrankheiten in  
München. Preis M. 12.65.

---

Farbenlehre. Von Dr. **Ludwig Mauthner**, o. Prof. der Augenheilkunde  
an der Universität Wien. Zweite vielfach geänderte Auflage. Preis M. 4.—.

---

Kystophotographischer Atlas. Von Dr. **Max Nitze**, Privatdozent  
an der Universität Berlin. Zehn Tafeln mit sechzig Abbildungen in Photo-  
gravure. Preis M. 12.60.

== Eine französische und englische Ausgabe erschien gleichzeitig. ==

---

Ueber die tieferen eiternden Schimmelerkrankungen der

Haut und über deren Ursache. Beobachtungen und Unter-  
suchungen aus der Göttinger chirurgischen Poliklinik von Dr. **F. J. Rosen-  
bach**, Prof. in Göttingen. Mit einer Tafel in Farben und fünf Tafeln in  
Lichtdruck. Preis M. 4.60.

---

Grundriss der pathologischen Anatomie. Von Dr. **Hans**

**Schmaus**, I. Assistent am pathologischen Institut u. Privatdozent an der  
Universität München. Zweite umgearbeitete Auflage. Mit 205 Abbildungen  
im Text. M. 12.—.

---

Untersuchungen über die Peptonurie. Von Hofrat Dr. **Ernst**

**Stadelmann**, etatsmässiger Dozent der klinischen Propädeutik in Dorpat.  
Preis M. 4.—.

---

Die moderne Behandlung der Lungenschwindsucht.

Mit besonderer Berücksichtigung der physikalisch-diätetischen Heilmethoden.  
Von Dr. **Felix Wolff** in Reiboldsgrün. Mit einem Vorwort von Prof. Dr.  
**H. Curschmann**, Geh.-Med.-Rat, Direktor der mediz. Klinik in Leipzig.  
Preis M. 2.80.

APR 26 1895

13,171

# ANATOMISCHE HEFTE.

---

REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

## ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

**FR. MERKEL,**

UND

**R. BONNET,**

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN.

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GIESSEN

ERSTE ABTHEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

---

XV. HEFT (V. BAND, HEFT II).

---

MIT 10 TAFELN.

---

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1895.

Neuester Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

---

Soeben erschienen:

## Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

Unter Mitwirkung von D. Barfurth, Dorpat; R. Bonnet, Giessen; G. Born, Breslau; A. von Brunn, Rostok; J. Disse, Halle; C. J. Eberth, Halle; W. Flemming, Kiel; A. Froriep, Tübingen; F. Hochstetter, Wien; Fr. Merkel, Göttingen; Henry F. Osborn, New-York; J. Rückert, München; L. Stieda, Königsberg; C. Toldt, Wien; C. Weigert, Frankfurt.

Herausgegeben

von

Fr. Merkel in Göttingen und R. Bonnet in Giessen.

**Dritter Band: 1893. Mark 20.**

---

Inhalt:

### I. Teil: Anatomie.

Technik von C. Weigert, Frankfurt. — Zelle, Morphologie der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen von W. Flemming, Kiel. — Regeneration und Involution von D. Barfurth, Dorpat. — Allgemeine Anatomie von J. Disse, Halle. — Cirkulationsorgane, sogenannte Blutgefäßdrüsen von C. J. Eberth, Halle. — Verdauungsorgane von A. v. Brunn, Rostock. — Bauchfell und Gekröse von C. Toldt, Wien. — Respirationsapparat von Fr. Merkel, Göttingen. — Sinnesorgane von Fr. Merkel, Göttingen. — Topographische Anatomie von Fr. Merkel, Göttingen. — Bericht über die russische Litteratur (Anatomie, Histologie, Embryologie der letzten Jahre) von L. Stieda, Königsberg.

### II. Teil: Entwicklungsgeschichte.

Entwicklungsgeschichte des Kopfes von A. Froriep, Tübingen. — Entwicklung des Venensystems der Wirbeltiere von F. Hochstetter, Wien. — Entwicklung der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Dammes bei den Säugetieren von G. Born, Breslau. — Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen von J. Rückert, München. — Alte und neue Probleme der Phylogenese von Henry F. Osborn, New-York.

Früher erschienen:

**Erster Band: 1891. Preis M. 25.**

**Zweiter Band: 1892. Preis M. 25.**

---

## Lehrbuch der Histologie des Menschen einschliesslich der mikroskopischen Technik.

Von A. A. Böhm, Prosektor und M. von Davidoff, vormals Assistent am Anatomischen Institut zu München.

Mit 246 Abbildungen. Preis M. 7; geb. M. 8.

# INHALT.

|                                                                                                                                                                    |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| E. Zuckerkandl, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Vorderarmes. (II. Teil.) Hierzu 26 Abbildungen auf Tafel XIII/XIV                         | 157 |
| E. Zuckerkandl, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Unterschenkels und des Fusses. Hierzu 42 Abbildungen auf Tafel XV/XVI, XVII/XVIII, XIX/XX | 207 |
| T. Cohn, Über Intercellularlücken und Kittsubstanz. Hierzu 7 Abbildungen auf Tafel XXI/XXII                                                                        | 293 |

---

Neuester Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

---

Soeben erschien:

## Handatlas der Sensiblen und Motorischen Gebiete der Hirn- und Rückenmarksnerven.

Von

Prof. Dr. C. Hasse,

Geh. Med.-Rath und Direktor der Kgl. Anatomie zu Breslau.

Mit 36 Tafeln.

geb. M. 12.60.

### Inhalt.

#### I. Abteilung:

Psycho-sensible Gehirn-Territorien. Taf. I/II. — Sensible Territorien des Kopfes. III/IV. — Sensible Territorien der Kopf- und Halshöhlen. V/VI. — Sensible Territorien des äusseren und mittleren Ohres. VII/VIII. — Sensible Territorien des Rumpfes. IX/X. — Sensible Territorien der oberen Extremität. XI. — Sensible Territorien der Beckenorgane. XII. — Sensible Territorien der äusseren Geschlechtsteile. XIII. — Sensible Territorien der unteren Extremität. XIV/XV. — Sensible Territorien der serösen Höhlen. XVI. — Sensible Territorien der Extremitäten-Gelenke. XVII/XVIII.

#### II. Abteilung:

Psycho-motorische Gehirn-Territorien. Taf. XIX/XX. — Motorische Territorien der Augenhöhle und des Mittelohrs. XXI. — Motorische Territorien des Kopfes. XXII/XXIII. — Motorische Territorien des Gaumens, Rachens, Kehlkopfes, Halses. XXIV/XXV. — Motorische Territorien des Rumpfes. XXVI/XXIX. — Motorische Territorien der Brust- und Baueingeweide. XXX. — Motorische Territorien der männlichen und weiblichen Beckenorgane. XXXI. — Motorische Territorien des männlichen und weiblichen Dammes. XXXII. — Motorische Territorien der unteren Extremität. XXXIII/XXXIV. — Motorische Territorien der oberen Extremität. XXXV XXXVI.

---

Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

Grundriss  
der  
Chirurgisch-topographischen Anatomie.  
Mit Einschluss der Untersuchungen am Lebenden.

Von

Dr. O. Hildebrand,

Professor der Chirurgie an der Universität Göttingen.

Mit einem Vorwort von

Dr. Franz König,

ord. Professor der Chirurgie, Geh. Med.-Rath, Direktor der Chirurg. Klinik in Göttingen.

*Mit 92 theilweise farbigen Abbildungen.*

Preis: M. 7.—, geb. M. 8.—.

Inhalt:

Erste Abteilung. Der Kopf.

A. Gehirnteil des Kopfes.

Allgemeine Topographie des Gehirnteiles des Kopfes. — Die Stirngegend. — Die Schläfengegend. — Die Hinterkopfgegend.

B. Gesichtsteil des Kopfes.

Allgemeine Topographie des Gesichtsteiles des Kopfes. — Die Augengegend. — Die Nasengegend. — Die vordere Wangen-, Lippen- und Kinngegend. — Die seitliche Wangengegend. — Die Ohrgegend. — Die Mundhöhle und der Rachen. — Die Untersuchung des Kopfes am Lebenden.

Zweite Abteilung. Der Hals.

Die vordere Halsgegend. — Die seitliche Halsgegend. — Die Nackengegend. — Die Untersuchung des Halses am Lebenden.

Dritte Abteilung. Die Brust.

Die vordere Thoraxgegend. — Die hintere Thoraxgegend. — Die untere und obere Thoraxwand. — Der Inhalt des Thorax.

Vierte Abteilung. Die obere Extremität.

Die vordere Schultergegend. — Die hintere Schultergegend. — Das Schultergelenk. — Die Achselhöhle. — Die vordere Oberarmgegend. — Die hintere Oberarmgegend. — Die Ellbeuge. — Die Rückseite des Ellbogens. — Das Ellenbogengelenk. — Die Biegeseite des Vorderarms. — Die Hinterseite des Vorderarms. — Die Volarseite der Handwurzel und Mittelhand. — Die Dorsalseite der Handwurzel und Mittelhand. — Das Handgelenk. — Die Finger. — Die Untersuchung der Schulter und oberen Extremität am Lebenden.

Fünfte Abteilung. Der Bauch.

Die Vorderwand der Bauchhöhle. — Die äusseren Genitalien und der Damm beim Mann. — Die äusseren Genitalien und der Damm beim Weib. — Die hintere Wand der Bauchhöhle. — Der Inhalt der Bauchhöhle. — Der Inhalt des kleinen Beckens beim Mann. — Der Inhalt des kleinen Beckens beim Weib. — Die Untersuchung des Rumpfes am Lebenden.

Sechste Abteilung. Die untere Extremität.

Die Inguinalgegend. — Die Glutäalgegend. — Das Hüftgelenk. — Die Vorderseite des Oberschenkels. — Die Hinterseite des Oberschenkels. — Die vordere Kniegegend und das Kniegelenk. — Die Kniekehle. — Die Vorderseite des Unterschenkels. — Die Hinterseite des Unterschenkels und der Ferse. — Die Vorderseite des Fusses und die Fussgelenke. — Die Plantarseite des Fusses. — Die Untersuchung der unteren Extremität am Lebenden.

Alphabetisches Sachregister.



13,171

# ANATOMISCHE HEFTE.

REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

## ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL,

UND

R. BONNET,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN.

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GIESSEN

ERSTE ABTHEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

XVI. HEFT (V. BAND, HEFT III).

MIT 16 TAFELN.

---

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1895.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

# Atlas

der

## Histopathologie der Nase, der Mundrachenhöhle und des Kehlkopfes.

Enthaltend 77 Figuren auf 40 Tafeln in Farbendruck und 8 Zeichnungen.

Bearbeitet von

**Dr. Otto Seifert,**  
Privatdocent in Würzburg

und

**Dr. Max Kahn,**  
Specialarzt in Würzburg.

*In Mappe. Preis: M. 27.—.*

### Inhaltsverzeichnis.

Taf. I, 1 und 2. Normale Nasenschleimhaut. — Taf. II, 3 und 4. Rhinitis acuta. — Taf. III, 5 und 6. Rhinitis fibrinosa. — Taf. IV, 7 und 8. Rhinitis hyperplastica. — Taf. V, 9 und 10. Rhinitis atrophica simplex. — Taf. VI, 11 und 12. Rhinitis atrophica foetida. — Taf. VII, 13 und 14. Fibroma oedematosum nasi. — Taf. VIII, 15 und 16. Fibroma oedematosum nasi (mit eosinophilen Zellen). — Taf. IX, 17. Charcot-Leyden'sche Krystalle aus einem ödematösen Fibrom der Nase; 18. Fibroma oedematosum nasi. — Taf. X, 19. Fibroma oedematosum nasi mit papillärer Oberfläche; 20. Adenofibroma oedematosum nasi. — Taf. XI, 21. Fibroma oedematosum cysticum nasi; 22. Fibroangioma nasi. — Taf. XII, 23. Polypoide Hypertrophie der unteren Muschel; 24. Hypertrophie des hinteren Endes der unteren Muschel. — Taf. XIII, 25 und 26. Fibroma papillare nasi. — Taf. XIV, 27. Angioma cavernosum nasi; 28. Papilloma durum nasi. — Taf. XV, 29. Blutender Septumpolyp; 30. Tuberculose der Nase. — Taf. XVI, 31. Fibroma septi nasi; 32. Adenocarcinoma alae nasi. — Taf. XVII, 33. Myxosarcoma nasi; 34. Fibrosarcoma nasi. — Taf. XVIII, 35. Sarcoma globocellulare nasi. — Taf. XIX, 36 und 37. Melanosarcoma nasi. — Taf. XX, 38. Angiosarcoma plexiforme nasi; 39. Carcinoma planocellulare nasi. — Taf. XXI, 40. Hypertrophische Rachentonsille; 41. Teratom des Rachens. — Taf. XXII, 42 und 43. Hypertrophie der Gaumentonsille. — Taf. XXIII, 44. Hypertrophie der Zungentonsille; 45. Papillom der Zungenbasis. — Taf. XXIV, 46. Pseudopapilloma linguae; 47. Adenoïder Polyp des weichen Gaumens. — Taf. XXV, 48. Fibroma palati mollis; 49. Papilloma uvulae. — Taf. XXVI, 50. Pharyngitis granulosa; 51. Leptothrix buccalis. — Taf. XXVII, 52 und 53. Angioma linguae. — Taf. XXVIII, 54. Makroglossie; 55. Rhiniosklerom. — Taf. XXIX, 56 und 57. Tuberculosis pharyngis. — Taf. XXX, 58. Leukoplakia oris; 59. Carcinoma linguae. — Taf. XXXI, 60. Sarcoma globocellulare linguae; 61. Lympho-Sarcoma tonsillae. — Taf. XXXII, 62. Papilloma laryngis; 63. Fibroma laryngis. — Taf. XXXIII, 64. Fibroangioma laryngis; 65. Myxoma laryngis. — Taf. XXXIV, 66 und 67. Lipoma laryngis. — Taf. XXXV, 68. Pachydermia laryngis; 69. Tuberculosis laryngis. — Taf. XXXVI, 70 und 71. Carcinoma laryngis. — Taf. XXXVII, 72. Carcinoma laryngis; 73. Sarcoma laryngis. — Taf. XXXVIII, 74 und 75. Lepra laryngis. — Taf. XXXIX, 76. Syphilis laryngis; 77. Normale Schleimhaut der Trachea. — Taf. XL, 78. Papillom der Luftröhre; 79. Osteom der Luftröhre.









*Acme*

Bookbinding Co., Inc.  
300 Summer Street  
Boston, Mass. 02210



3 2044 093 353 928



